

Bilder aus der Ingenieurtechnik. Von Ingenieur Curt Merckel. Mit 43 Abbildungen im Text und auf einer Doppeltafel.
[illegible]

Schöpfungen der Ingenieurtechnik der Neuzeit. Von Ingenieur Curt Merckel. Mit zahlreichen Abbildungen.
[illegible]

Unsere wichtigsten Kulturpflanzen. Von Privatdozent Dr. Giesenhagen in München. Mit zahlreichen Abbildungen im Text.
[illegible]

Das Licht und die Farben. Von Prof. Dr. L. Graetz. Mit 113 Abbildungen.
[illegible]

Der Kampf zwischen Mensch und Tier. Von Professor Dr. Karl Eckstein. Mit 31 Abbildungen im Text.
[illegible]

Meeresforschung und Meeresleben. Von Dr. Janson. Mit vielen Abbild.
[illegible]

Bau und Leben der Tiere. Von Dr. W. Haacke. Mit zahlreichen Abbildungen im Text.
[illegible]

Der Bau des Weltalls. Von Professor Dr. J. Scheiner. 2. Auflage. Mit zahlreichen Abbildungen.
[illegible]

Moleküle — Atome — Weltäther. Von Prof. Dr. G. Mie.
[illegible]

Der Befruchtungsvorgang. Von Dr. Ernst Teichmann. Mit 7 Abbildungen im Text und 4 Tafeln.
[illegible]

Die Eisenbahnen, ihre Entstehung und jetzige Verbreitung. Von Prof. Dr. F. Hahn. Mit zahlreichen Abbildungen.
[illegible]

Einführung in die Theorie und den Bau der neueren Wärmekraftmaschinen. Von Ingenieur Richard Vater. Mit zahlreichen Abbildungen.
[illegible]

Dampf und Dampfmaschine. Von Prof. Dr. R. Vater. Mit zahlr. Abb.
[illegible]

Das Eisenhüttenwesen. Erläutert in acht Vorträgen von Prof. Dr. H. Wedding. Mit 12 Figuren im Text. 2. Auflage.
[illegible]

Aus Natur und Geisteswelt
Sammlung wissenschaftlich-gemeinverständlicher Darstellungen
70. Bändchen

Der Befruchtungsvorgang

Sein Wesen und seine Bedeutung

Von
Gustav Georg
Dr. Ernst Teichmann

Mit 7 Abbildungen im Text
und 4 Doppeltafeln



Druck und Verlag von B. G. Teubner in Leipzig 1905

Vorwort

Nur wenige Bemerkungen möchte ich diesem kleinen Buche voranschicken. Es erschien mir immer erstaunlich, daß in unserer Zeit, für die großer Wissensdurst so charakteristisch ist, das Problem, welches auf den folgenden Seiten darzustellen versucht worden ist, in weiteren Kreisen wenig Beachtung fand. Es ist mir nicht bekannt, daß auch nur einmal der Versuch gemacht worden ist, es dem allgemeinen Verständnis näher zu bringen. Und doch sollte man denken, jeder gebildete Mensch müßte geradezu das Bedürfnis empfinden, über Vorgänge unterrichtet zu sein, denen eine so außerordentliche Bedeutung für das Leben des einzelnen wie der gesamten organischen Welt innewohnt. Allein die Unkenntnis in diesen Dingen scheint ebensogroß wie weitverbreitet zu sein. Ich will mich nicht dabei aufhalten, Erwägungen darüber anzustellen, wo die Gründe für diese befremdliche Erscheinung zu suchen sind. Manches liegt ja auf der Hand. Entschuldbar wird sie in gewissem Grade dadurch, daß das Problem der Befruchtung erst in neuerer Zeit von der Forschung wieder aufgenommen und gefördert worden ist. Vor allem sind hier Anregungen, die auf A. Weismann zurückgehen, wirksam geworden und haben die Tätigkeit einer großen Zahl von Forschern auf dieses Gebiet gelenkt. Folgende seien genannt, weil meine Darstellung sich vor allem auf ihre Arbeiten stützt: O. und R. Hertwig, E. B. Wilson und insbesondere Th. Boveri. Was diese Männer zur Aufdeckung des Geheimnisses geleistet haben, das den Befruchtungsvorgang umgab, habe ich versucht in eine,

wie ich hoffe, allgemein verständliche Form zu bringen. — Darin allein besteht meine Arbeit. Und wenn es auf diese Art gelingt, in weiteren Kreisen Anteil und Verständnis für ein so wichtiges und uns selbst nahe genug angehendes Gebiet biologischer Forschung zu wecken, so würde ich das als einen Lohn betrachten, der meine Mühe weit übertrifft.

Frankfurt a. M., im März 1905.

Der Verfasser

Inhaltsübersicht

I. Einleitung.

Aus der Geschichte des Problems.

Die Kenntnis der Vorgänge, die unter dem Namen „Befruchtung" zusammengefaßt werden, ist noch jung. Erst das letzte Viertel des vergangenen Jahrhunderts hat die Schleier gehoben, unter denen der Ursprung des Einzelwesens verborgen lag. Was die Menschen früherer Zeiten hierüber erdacht hatten, gehörte ins Reich der Phantasie, wie ja auch die Vorstellung, die dem Worte Befruchtung zugrunde liegt, der wissenschaftlichen Begründung entbehrt. Fast merkwürdig ist es, daß gerade über diesem Teil natürlichen Geschehens so lange Dunkel hat lagern können. Gibt es doch kaum etwas, das dem Menschen gleich unmittelbar und aufdringlich in seinen Wirkungen entgegentritt. Der Reiz, einzudringen in die Geheimnisse der Entstehung lebender Wesen, wirkte wohl auch, solange Menschen denken können. Aber es war nicht möglich, das Problem wissenschaftlich anzufassen. Vorher mußten Bedingungen erfüllt sein, die selbst wieder Endpunkte langer und mühevoller Forscherarbeit waren. Sobald diese nun aber erreicht waren, wurde mit wunderbarer Energie und Schnelligkeit eine Frage ihrer wissenschaftlichen Beantwortung entgegengeführt, der die Menschheit durch die Zeiten ratlos gegenübergestanden hatte. So ist, was die Forschung heute über den Vorgang und die Bedeutung der Befruchtung zu sagen weiß, eine letzte Blüte nur, die nicht wäre ohne den tausendjährigen Stamm, der sie trägt.

Wie nun dieses besondere Problem, das in dem Begriff der Befruchtung verborgen liegt, geschichtlich geworden ist, soll zunächst kurz zu schildern versucht werden. Es wird sich zeigen,

wie da und dort ein Steinchen eingelegt wurde, zuerst eines weit vom anderen entfernt, ohne daß sich Beziehungen ahnen ließen; allmählich werden dann aber die Lücken kleiner, Konturen deuten sich an und treten schärfer hervor, bis endlich das Mosaikbild fertig ist — fertig freilich nicht in dem Sinne, als ob nichts mehr daran zu tun wäre, aber doch so, daß es in seinen charakteristischen Zügen festgelegt ist.

Giovanni Battista Amici war wohl der erste, der den Befruchtungsvorgang bei Pflanzen sich vollziehen sah (1830). Er hatte beobachtet, daß aus den kleinen Pollenkörnchen, die den Blütenstaub bilden, ein Schlauch hervorwachse und durch den Griffel der Blüte hinabdringe bis zur Samenknospe. Er hatte auch entdeckt, daß sich hier ein Bläschen bilde, aus dem, nachdem es vom Pollenschlauch berührt worden war, der Embryo hervorging. Damit schien nun, soweit die Pflanzen in Betracht kommen, das Äußerliche des Vorgangs festgestellt. Aber wie weit entfernt waren die Forscher davon, eine Deutung dessen geben zu können, was sie gesehen hatten! Ein erbitterter Streit erhob sich zwischen Amici und Matthias Schleiden, der meinte, der Pollenschlauch selbst stelle den künftigen Embryo dar; er dringe in die Samenknospe nur ein, um dort den geeigneten Ort zu seiner Ausbildung zu finden. Ihm gegenüber behielt freilich Amici recht, indem er dem Pollen nur die Aufgabe zuschreiben wollte, das „Keimbläschen" in der Samenknospe zur Entwicklung anzureizen. Aber wodurch das geschehen mochte und was es zu bedeuten hätte, blieb völlig unverständlich. Licht sollte von einer ganz anderen Seite her in dieses Dunkel fallen.

Derselbe Schleiden, der mit seiner Befruchtungstheorie so wenig glücklich gewesen war, hat durch die Entdeckung der Zelle eine erste Möglichkeit geschaffen, dem Verständnis des von ihm selbst verkannten Vorgangs näher zu kommen. 1838 entdeckte er, daß sich der Pflanzenkörper aus Gebilden zusammensetze, die er Zellen nannte. Dieser Name ist geblieben, obgleich er nicht sonderlich paßt; denn Zellen sind nicht Hohlräume, die von festen Wänden umschlossen wären, ihr Inneres

ist vielmehr von flüssigen und festen Substanzen ganz und gar erfüllt. Mit der Auffindung der Zelle begann eine neue Epoche biologischer Forschungen. Was bisher nur in seiner äußeren Gestaltung im groben hatte betrachtet werden können, das wurde nun in seine Bestandteile aufgelöst und aus ihnen heraus zu erklären unternommen: die Zelltheorie entstand. Sie besagt, daß alle Tiere und Pflanzen ihrer Struktur nach aus Elementen bestehen. Jeder ihrer Teile geht mittelbar oder unmittelbar aus ihnen hervor. Haut, Nerven, Blut, Muskeln und Knochen sind nicht eine homogene Masse; sie setzen sich aus Hunderten und Tausenden von kleinen, nur mit Hilfe des Mikroskops sichtbaren Körperchen, eben den Zellen, zusammen. So ist es wenigstens bei allen höheren Tier- und Pflanzenformen. Die niedersten Wesen freilich, die Protisten, besitzen diese Kompliziertheit nicht; sie sind nur eine einzige freilebende Zelle. Als eine Vereinigung solcher einzelner Zellen läßt sich daher der vielzellige Körper auffassen; man nennt ihn wohl eine Zellkolonie oder auch mit tieferem Sinn einen Zellstaat. Denn während bei den Urwesen alle Lebensäußerungen an eine einzige Zelle gebunden sind, macht sich bei den höheren Organismen in dieser Beziehung eine Verschiedenheit geltend. Die Funktionen werden verteilt, bestimmte Gruppen von Zellen übernehmen bestimmte Arbeiten; eine immer feiner ausgebildete Spezialisierung der Leistung wird das Kennzeichen höherer Entwicklung. So stellt sich die Zelle nicht nur als Element der Struktur, sondern auch als die letzte Einheit der physiologischen Prozesse dar. Jede Äußerung organischen Lebens ist die Summe der Einzelleistungen einer gewissen Anzahl von Zellen; das Leben selbst wiederum ist die Zusammenfassung der einzelnen organischen Funktionen; will man erforschen, was organisches Leben sei, so muß man zu den Lebensäußerungen der einzelnen Zellen hinabsteigen. In diesem Sinne sind auch die Fragen der Physiologie Zellprobleme und unter ihnen kommt den Vorgängen, die unter dem Namen der Befruchtung zusammengefaßt werden, vielleicht die höchste Bedeutung zu: sie sind ja Lebensäußerungen im eminentesten Sinne des Wortes,

denn auf ihnen beruht die Fortdauer des Lebens auf der Erde. So ergibt sich die überraschende Tatsache, daß auch die Frage nach der Befruchtung im letzten Grunde eine Zellfrage ist.

Der Weg, den die Forschung nahm, um zu dieser Einsicht zu gelangen, war freilich nicht ganz derselbe, wie er eben angedeutet worden ist. Als Theodor Schwann ein Jahr nur nach Schleidens Entdeckung nachwies, daß sich auch der tierische Körper aus Zellen zusammensetze, richtete sich die Aufmerksamkeit zunächst auf die Frage, wie denn nun diese Zellen entstehen. Die erste Antwort, die darauf erfolgte, führte vom Ziele ab. Zellen sollten sich aus einer gleichartigen Grundsubstanz herausbilden und zwar jede wie ein Kristall aus seiner Mutterlauge. Diese Ansicht, die besonders Schleiden verfocht, hielt dem Ansturm der Zweifel nicht stand. Rudolf Virchow war es, der sie endgültig beseitigte und ihr den Satz entgegenstellte, der als einer der festesten Pfeiler betrachtet wird, auf dem die heutigen Anschauungen vom organischen Werden ruhen. Dieser Satz hat Geltung, soweit sich die Welt der Organismen ausspannt. Er lautet: omnis cellula e cellula, und besagt, daß jede überhaupt vorhandene Zelle ihren Ursprung aus einer vor ihr existierenden Mutterzelle genommen hat. Mit anderen Worten: jede Zelle ist das Resultat einer Zellteilung. Das war eine Erkenntnis von großer Tragweite. Ging wirklich jede Zelle aus der Teilung einer älteren hervor, nun so mußten sich alle die zahllosen Elemente, aus denen der ausgewachsene Körper besteht, auf ein einziges zurückverfolgen lassen, das am Anfang jeder individuellen Entwicklung stand. So ist es in der Tat. Die Zelle, in der alle die anderen, aus denen das herangewachsene Individuum besteht, der Möglichkeit nach beschlossen liegen, heißt das befruchtete Ei.

Dieser Ausdruck ist nun freilich wiederum nicht einfach; er umschließt eine Mehrheit von Tatsachen. Denn bevor der Begriff des befruchteten Eies als der Stammzelle jedes organischen Wesens gebildet werden konnte, mußten die Elemente, aus denen er sich zusammensetzt, ihrem Wesen nach bestimmt

sein. Es ist natürlich unsagbar, wann zuerst der Mensch das Ei entdeckt hat. Dies war keine wissenschaftliche Tat. Ganz anders aber steht es mit der Frage, wann die Erkenntnis aufgetaucht sei, daß dem Ei eine universelle Bedeutung für die Entstehung organischer Wesen zukomme. Klar hat es der große englische Naturforscher William Harvey (1651) ausgesprochen, daß das Ei Ausgang und Ende jedes individuellen Lebens sei: „Das Ei ist die Zwischenstufe oder das Durchgangsstadium zwischen Eltern und Jungen, zwischen denen, die sind oder waren, und denen, die kommen." Bis dahin hatte man der Ansicht gehuldigt, daß Leben spontan aus anorganischer Materie entstehe, und auch Harvey hat diesen Irrtum nicht völlig überwinden können, denn auch er glaubte, daß wenigstens das Ei aus toter Materie auf geheimnisvolle Weise im Körper sich bilde. Die wahre Natur des Eies konnte erst erschlossen werden, nachdem die Zelle entdeckt war. So brachte denn auch das Jahr 1839 schon die erste Ankündigung der Tatsache, die sich später in zahlreichen Fällen bestätigt hat, daß auch das Ei nichts anderes sei als eine Zelle. Schwann war es, der diese Erkenntnis zuerst ausgesprochen hat. Was nun für Zellen überhaupt Geltung hatte, das mußte auch für das Ei zutreffen. So ergab sich, daß auch dieses durch Zellteilung entstand; seine Mutterzelle mußte ein Element des elterlichen Körpers sein. Wenn man diesem Gedanken weiter nachgeht, so wird ersichtlich, daß jedes Ei letztlich wieder auf ein Ei zurückführbar ist, das um eine Generation zurückliegt. Bildet nun das Ei den Ausgangspunkt jedes organischen Lebens, so ist in ihm die Gesamtsumme aller Qualitäten beschlossen, die das Wesen des Lebenden ausmachen. Das Ei wird zum Träger der Vererbung.

Aber es war ja nicht das Ei, aus dem die Zellen des ausgewachsenen Organismus entspringen sollten. Die Stammzelle hieß „befruchtetes Ei". Es kommt also noch ein zweites Moment hinzu, und dessen Feststellung war erheblich schwieriger als die von der Zellnatur des Eies. Folgende Überlegung etwa wird zeigen, was gemeint ist: Das Ei entwickelt sich, indem es

sich teilt und so Zelle auf Zelle aus sich hervorgehen läßt. Aber es tut das nicht aus sich selbst heraus, es bedarf dazu eines Anstoßes, eines Reizes. Als solchen faßte z. B. Harvey den Samen auf. Man begann die befruchtende Flüssigkeit, als welche man den Samen betrachtete, genau zu studieren. Da hatte nun schon im Jahre 1677 Ludwig van Hammen, ein Schüler Antony Leeuwenhoeks, bemerkt, daß sich in der Samenflüssigkeit der Tiere zahllose winzige Fädchen herumtrieben. Er hielt sie für Parasiten und legte ihnen deshalb den Namen Samentierchen (Spermatozoa) bei. Erst ein Jahrhundert später (1786) konnte Lazaro Spallanzani den Beweis führen, daß es gerade diese Samenfädchen waren, denen die befruchtende Kraft innewohnt. Denn wenn er die Samenflüssigkeit durch Filtrieren von ihnen befreite, so blieb sie ohne Wirkung. Was waren nun diese rätselhaften Samenfädchen? Es lag nahe, die Erfahrungen, die für das Ei vorlagen, auch auf sie auszudehnen. Aber das hatte seine besonderen Schwierigkeiten. Die Samenfädchen nämlich sind in der Regel außerordentlich klein. So gelang es erst nach verhältnismäßig langer Zeit, auch für sie festzustellen, daß sie Zellen seien. Albert Kölliker zeigte zunächst (1841), daß Spermatozoen nicht als Parasiten zu betrachten seien, da sie als ein Bestandteil des elterlichen Körpers direkt aus den Zellen der Hoden hervorgingen. Aber den vollen Beweis dafür, daß ihnen der Charakter von Zellen zukomme, erbrachten erst Schweigger-Seidel und La Valette St. George (1865). So war denn diese Erkenntnis erreicht, daß Ei sowohl wie Samenfaden Zellen sind, im großen und ganzen denen gleichgeartet, die den Körper der Organismen zusammensetzen.

Nun war noch die Beziehung zwischen Eizelle und Samenzelle aufzudecken, um die Grundlage zu einer wissenschaftlichen Lehre von der Befruchtung hergestellt zu haben. Auch hier gelangen Botanikern die ersten aufklärenden Beobachtungen. Wilhelm Hofmeister sah, wie die Eizelle der Farne durch bewegliche Samentierchen befruchtet wurde (1851); Thuret konnte bald darauf für die Meeresalge Fucus Ähnliches be-

richten (1854), und Nathanael Pringsheim konstatierte, daß bei Oedogonium, einer Süßwasseralge, die Samenzelle in die Eizelle eindringe und mit ihr verschmelze (1856). Aber erst das Jahr 1875 brachte die Entdeckung, auf der sich der Auf- und Ausbau der Lehre von der Befruchtung vollziehen konnte. Oskar Hertwig glückte es, zum erstenmal mit eigenen Augen die Vorgänge zu schauen, die sich abspielen, wenn die Samenzelle in das Ei eines Tieres eindringt. Niedere Meerestiere, die Seeigel, waren sein Studienobjekt, und es hat sich seither keine Organismenart auffinden lassen, die auf diesem Gebiete in gleicher Gunst der Forschung entgegenkäme. Nun war also diese Tatsache festgestellt, daß die Befruchtung durch eines Spermatozoons Eindringen in das Ei vollzogen werde: aus der Vereinigung von Ei- und Samenzelle entfaltet sich das neue Individuum.

Mit dem Jahre 1875 beginnt die Zeit des intensiven Studiums des Befruchtungsproblems. Nach zwei Richtungen bewegte sich dabei die Forschung. Beidemal nahm sie das befruchtete Ei zum Ausgangspunkt. Aber während sie das eine Mal die Entstehung der Zellgenerationen aus ihm verfolgte, wandte sie das andere Mal ihre Aufmerksamkeit dem zu, was sich im Innersten des Eies, dem „Kern", abspielte. Jener Weg führt in das weite Gebiet der Entwicklungsgeschichte der Organismen. So wichtig es ist, hier soll es nicht betreten werden; ihm gebührt ob der selbständigen Bedeutung, die es besitzt, eine besondere Behandlung. Dagegen wird eingehende Berücksichtigung verlangen, was die Forschung über den Zellkern und die Rolle, die er bei der Befruchtung spielt, zutage gefördert hat. Hier breitet sich das rätselreiche Land der Vererbungsprobleme aus, und indem wir es betreten, befinden wir uns sehr bald mitten in den Fragen und Erörterungen, die eben jetzt das Interesse der Biologen so stark in Anspruch nehmen. In erster Linie ist hier der Name August Weismann zu nennen. Von ihm ging der großartige Versuch aus, die Theorie Darwins von der Entwicklung der Organismen mittels der natürlichen Auslese im Kampf ums Dasein mit der Zelltheorie in Ver-

bindung zu bringen. Variation und Vererbung sind die Voraussetzungen für jede Entwicklungstheorie: ohne Variation können keine neuen Eigenschaften entstehen, ohne Vererbung können sie sich nicht erhalten. Beide Vorgänge sind nach Weismanns Meinung an die Substanzen der Generationszellen gebunden. Hier findet ein Kampf zwischen den kleinsten Teilen statt, durch den Variationen geschaffen werden, hier liegen auch die Vererbungstendenzen, die durch die Generationszellen von Geschlecht zu Geschlecht weitergegeben werden. Ist aber wirklich die Möglichkeit des Variierens und Vererbens an Ei- und Samenzelle gebunden, so können solche Eigenschaften, die ein Individuum während seines Lebens erworben hat, an dessen Nachkommen nicht weitergegeben werden. Denn das Kind erbt von der Eltern Keimzellen, nicht aber von deren Körper. Die Keimzelle wiederum geht auf eine Zelle derselben Art zurück, die um eine Generation älter ist; durch diese also ist sie bestimmt, nicht aber durch den Körper, dem sie angehört. Weismann hat seine Theorie bis ins feinste ausgebaut. Man bezeichnet sie gewöhnlich als die Roux-Weismannsche Theorie, weil Wilhelm Roux zuerst dem Gedanken von einem selektiven Kampf der kleinsten organischen Teile präzisen Ausdruck verliehen hat.

Die theoretischen Aufstellungen der eben skizzierten Vererbungslehre sind nicht unwidersprochen geblieben. Es erhob sich ein heftiger Streit um die einzelnen Positionen. Die Forschung versuchte den Fragen, die hier aufgeworfen waren, auf experimentellem Wege beizukommen. Sie unterwarf zunächst die Vorgänge, die sich bei der Befruchtung im Innern des Zellkernes abspielen, einer peinlich genauen Analyse. Sie suchte sodann die Bedingungen, unter denen sich das normale Geschehen abspielte, zu verändern und den Einfluß solcher Veränderungen auf den werdenden Organismus festzustellen. Theodor Boveri ist in diesen Untersuchungen besonders erfolgreich gewesen. So wurde allmählich der Grund geklärt und die Hypothesen durch Ergebnisse empirischer Forschung ersetzt. Diese sollen nun auf den folgenden Seiten dargestellt werden. Nicht

eine bestimmte Theorie ist es, die hier vorgetragen wird: Tatsachen sollen reden. Es wird daher aller Nachdruck darauf gelegt werden, die Vorgänge selbst zu beschreiben, wie sie sich abspielen und wie sie in Beziehungen zueinander stehen. Solche Beschreibung wird in vielen Fällen schon Erklärung genug sein. Wo sie nicht ausreicht, darf das Recht zur Geltung kommen, das jeder Forschung zusteht, das Recht nämlich, aus Tatsachen solche Schlüsse zu ziehen, die ohne Zwang unserem Bedürfnis nach kausalem Zusammenhang entgegenkommen.

II. Die Zelle und ihre Teilung.

Die Zelle ist der Grundstein alles Organischen. Als Elementarorganismus bezeichnet man sie auch, denn sie ist die letzte Einheit, die zu selbständigem Leben befähigt ist: das weite Reich der für uns Menschen so wichtigen Protisten beherbergt die Wesen, die aus nur einer Zelle bestehen. So mannigfaltig die Formen sind, die hier dem Beschauer vor Augen treten, so lassen sie von der ins Feinste gehenden Ausgestaltung höherer Lebewesen doch nichts erkennen; eine gewisse Monotonie der Einfachheit herrscht unter ihnen. Aber wer einmal Einzeller im Leben hat beobachten dürfen, wird mit Erstaunen wahrgenommen haben, was alles solch winzige Wesen vollbringen können; er wird sich auch klar darüber geworden sein, daß es eine komplizierte Struktur sein muß, an die ihre Leistungen gebunden sind. Ein geringer Teil solch verwickelten Aufbaues enthüllt sich dem Mikroskop. In welche Teile löst es die Einheit der Zelle auf?

Bei erster Betrachtung stellt sich die Zelle dar als ein manchmal kugliges, öfters unregelmäßig geformtes Gebilde. Ihre Substanz erscheint zähflüssig, wie ein Klümpchen Schleim. Sie wird Protoplasma genannt. Protoplasma ist aber nicht ein bestimmter chemischer Körper wie etwa Kochsalz oder Schwefelsäure. Es gibt im Gegenteil sehr viele Protoplasmaarten. Hier kommt es darauf an, hervorzuheben, was ihnen gemeinsam ist. Der wichtigste, nie fehlende Bestandteil sind Eiweißstoffe, Verbindungen also von Kohlenstoff, Sauerstoff,

Wasserstoff, Stickstoff und Schwefel. Dazu treten oft organische Phosphorverbindungen, Kohlehydrate und Fette. Immer ist auch Wasser vorhanden. Dieses System von chemischen Verbindungen ist nun die Substanz, die sich als lebendig erweist; sie übt die Funktionen aus, die zusammen den Begriff des Lebens konstituieren. Im Protoplasma liegen wiederum mannigfache leblose Körperchen eingebettet, Nahrungsteilchen, Pigmentkörner, Öltröpfchen und Stoffwechselprodukte; sie spielen aber eine passive Rolle im Leben der Zelle.

Nun gilt es die Struktur des Protoplasmas eingehender zu studieren. Dazu sind besondere Kunstgriffe nötig: Das Mikroskop muß seine stärksten Vergrößerungen hergeben und die Zelle muß es sich gefallen lassen, in feine Schnitte zerlegt und gefärbt zu werden. Da stellt sich denn heraus, daß sich im Protoplasma zwei Substanzen unterscheiden lassen. Die eine hat das Aussehen eines Netzwerkes, die andere füllt dessen Zwischenräume aus. Dazu kommen noch kleine Körnchen, die mehr oder weniger regelmäßig die Maschen begleiten. Wie das so gewonnene Bild zu deuten sei, darüber herrscht keine Einigkeit. Viele Gelehrte meinen, es handle sich wirklich um ein Geflecht, indem Fäden („Fibrillen") sich durcheinander schlängen. Aber andere halten dafür, dies sei eine Täuschung, dadurch zustande gekommen, daß hier nur optische Schnitte durch das wirkliche Gebilde sichtbar werden. Dieses selbst sei wie ein Schaum aufgebaut oder wie eine Wabe. Wer recht hat, ist nicht zu sagen; es ist auch vielleicht nicht von allzugroßer Bedeutung.

Protoplasma ist nun aber nicht etwa völlig gleichmäßig durch die ganze Zelle verteilt. Schon bei oberflächlicher Betrachtung ist in ihrem Innern deutlich ein kleiner Bezirk erkennbar, der sich durch stärkere Lichtbrechung aus der übrigen Masse heraushebt. Er erscheint als ein Bläschen kugelrund oder länglich: das ist der Zellkern, was ihn umgibt, der Zellleib. Damit ist eine ganz fundamentale Einsicht gewonnen: auch die einfachsten Lebenseinheiten besitzen schon eine Differen-

zierung. Es gibt also keine Substanz, die zum Leben befähigt wäre, ohne daß sie eine Art Organisation aufwiese. Ernst Haeckel hat freilich behauptet, den allerniedrigsten Organismen fehle jeder Kern; er nannte sie Moneren. Aber selbst Bakterien sind, wie sich bei eindringender Untersuchung herausgestellt hat, nicht kernlos. So wird es also dabei bleiben müssen, daß lebende Substanz selbst in ihrer einfachsten Form eine Differenzierung erfahren hat, die durch die Ausdrücke Zelleib (Cytoplasma) und Zellkern (Nucleus) charakterisiert ist.

Über den Zelleib soll nicht viel gesagt werden. Er ist mit Protoplasma ausgefüllt in der Weise, wie das vorhin beschrieben wurde. Nach außen kann er durch ein feines Häutchen abgegrenzt sein. Auch gibt es noch Zellen, die von keiner Membran umhüllt werden, also nackt sind. Die Form des Zelleibes ist sehr verschieden: es gibt kugelige, ovoide, von Flächen begrenzte und verästelte Zellen.

Größeres Interesse kann der Zellkern für sich in Anspruch nehmen. Ein verhältnismäßig leicht auszuführendes Experiment bringt seine außerordentliche Bedeutung zur Anschauung. Es ist möglich, eine Zelle ihres Kerns zu berauben. Eine solche kernlos gemachte Zelle geht keineswegs sofort zugrunde; sie vermag eine Zeitlang weiterzuleben und wenn man ihr für den geraubten einen fremden Kern einverleibt, so erhält sie ihre frühere Lebensfähigkeit ungeschmälert zurück. Doch sie möge kernlos bleiben. Dann ist es ihr unvermeidliches Schicksal, nach einiger Zeit zu zerfallen, zu sterben. Es ist offenbar, daß der Kern die Kräfte in sich faßt, an denen die Aktivität, das Leben der Zelle hängt. Damit ist es gerechtfertigt, daß nun etwas ausführlicher vom Zellkern gehandelt werden soll. Typischerweise ist er kugelig gestaltet; doch weist er oftmals ganz unregelmäßige Formen auf. Solche kommen besonders bei einzelligen Organismen, den Protisten, vor. Am Kern lassen sich eine Anzahl besonderer Bildungen erkennen. Gegen das Protoplasma des ihn umgebenden Zelleibes grenzt er sich durch eine feine Membran ab. Sein Inneres wird von einem pro-

toplasmatischen Netzwerk ausgefüllt, an dem sich zwei Substanzen deutlich erkennen lassen, wenn der Kern mit geeigneten Farbstoffen behandelt worden ist. Diese wirken nämlich sehr verschieden auf die Kernsubstanzen ein: die eine von ihnen nimmt gern Farbstoff an, die andere fast gar nicht. Nach diesem Verhalten haben sie ihren Namen erhalten, indem die eine Achromatin, die andere Chromatin genannt worden ist. Das Verhältnis der beiden Substanzen im Kern ist so, daß die chromatische Substanz im Achromatin eingebettet liegt. Dabei erscheint sie unter den verschiedensten Gestaltungen, als kleine, gleichmäßig durch den ganzen Kern verteilte Körnchen, als ein mehr oder weniger regelmäßiges Netzwerk, als einzelne, größere, hie und da zerstreute Brocken oder auch als eine einzige, kompakte, an beliebiger Stelle liegende Masse. Die chromatische Substanz spielt eine außerordentlich wichtige Rolle im Leben der Zelle; es wird nötig sein, noch häufig auf sie zurückzukommen.

Der Kern, wie er bisher geschildert wurde, gehört der ruhenden Zelle an und wird daher auch als ruhender Kern bezeichnet. Damit soll nicht etwa gesagt sein, daß er sich in einem passiven, funktionslosen Zustand befinde. Nur als Gegensatz zu den schnell sich vollziehenden Bewegungsvorgängen, die bei der Zell- und Kernteilung auftreten, rechtfertigt sich diese Bezeichnung. Was ist es nun um die Teilung der Zelle? Wenn man einen einzelligen Organismus, also etwa eine Amöbe, längere Zeit beobachtet, so wird man folgendes zu sehen bekommen: Während das Tierchen bisher munter umhergekrochen ist und dabei seine Scheinfüßchen bald dahin, bald dorthin ausgestreckt hat, bleibt es jetzt ruhig auf einem Flecke liegen, zieht seine Fortsätze ein und nimmt Kugelgestalt an. Nach einiger Zeit streckt es sich etwas in die Länge, in der Mitte zwischen seinen beiden Enden senkt sich von außen her eine seichte Furche ein, sie wird tiefer und tiefer, bis sie den Körper völlig durchschnitten hat, so daß aus dem einen Tier nun zwei geworden sind. Nach einiger Zeit wird sich jede der beiden Tochteramöben in derselben Weise teilen, so daß dann vier Tierchen

vorhanden sind, und so fort. In ganz gleicher Weise vermehren sich auch Zellen, die im Verbande eines Körpers stehen. Daher gilt die Regel: wo immer eine Zelle vorhanden ist, da ist sie durch Teilung aus einer vor ihr dagewesenen Zelle entstanden.

Aber der Vorgang, der soeben mit groben Strichen skizziert worden ist, verdient es, weit eingehender studiert zu werden. Ist er doch für das Verständnis organischen Werdens von fundamentaler Bedeutung. Vor allem wird es darauf ankommen, die Veränderungen kennen zu lernen, die der Kern hierbei durchmacht. Denn mit der Zellteilung ist immer eine Kernteilung verbunden. Daß sich die Zelle zur Teilung vorbereitet, läßt sich zuerst und am auffallendsten an Veränderungen erkennen, von denen die chromatische Substanz des Kernes betroffen wird. Sie zieht sich, wo sie zerstreut liegt, zusammen und es treten einzelne Fäden hervor, die sich allmählich zu einer Anzahl von Stäbchen verdichten. Diese Stäbchen heißen Chromosomen (vgl. Tafel I Fig. *a*—*c*). Betrachtet man das gefärbte Präparat einer sich teilenden Zelle, so fallen sie durch ihre scharfe Begrenzung und intensive Färbung sofort ins Auge. Sind ihrer nicht zu viele, so lassen sie sich mit geringer Schwierigkeit zählen. Da stellt sich nun die merkwürdige Tatsache heraus, daß jede Organismenart eine ganz bestimmte, in allen Zellen wiederkehrende Anzahl von Chromosomen besitzt. Einige Beispiele hierfür seien genannt: Der Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala) hat 2, oder in einer anderen Varietät 4 Chromosomen; die Alge Spirogyra und die Maulwurfsgrille haben 12; die Zahl 16 ist für den Menschen, die Ratte, das Rind, die Fichte, die Zwiebel charakteristisch; 18 Chromosomen besitzt der Seeigel (Echinus microtuberculatus), 20 die Ameise (Lasius niger), 24 die Weinbergschnecke, der Lachs, der Salamander (Salamandra maculata), der Frosch, die Maus, die Lilie, die Päonie, 32 der Regenwurm usf. Die höchste Zahl, die bisher gezählt worden ist, hat ein kleines Krebschen (Artemia salina) mit 168 aufzuweisen. Alle diese Zahlen lassen sich durch zwei

teilen, ein Umstand, dessen Bedeutung später zu erörtern sein wird.

Während die chromatische Substanz die oben beschriebene Umänderung durchmacht, löst sich der Kern auf. Die scharfe Abgrenzung gegen das Protoplasma des Zelleibes nämlich, die bis dahin bestanden hatte, verwischt sich mehr und mehr, so daß schließlich die Chromosomen nackt in der Zelle liegen (vgl. Tafel I Fig. *c*). Inzwischen aber hat sich noch anderes zugetragen, das die Aufmerksamkeit des Beschauers beanspruchen darf. In der Nähe der Kernmembran nämlich ist ein kleines strahliges Gebilde hervorgetreten. Dieses Sternchen teilt sich dann sehr bald in zwei, die sich, größer werdend, weiter und weiter voneinander entfernen, indem sie an der Kernmembran entlanggleiten, bis sie sich genau gegenüberstehen (vgl. Tafel I Fig. *b* und *c*). Hat sich der Kern mittlerweile aufgelöst, so ist zu sehen, daß die Strahlen des Doppelsterns miteinander in Berührung stehen und eine Figur erzeugen, die als Spindel bezeichnet wird. Die Chromosomen, die zuerst unregelmäßig verstreut lagen, ordnen sich nun so an, daß sie sich genau in der Mitte zwischen den beiden Strahlensternen im Äquator der Spindel aufstellen; sie bilden hier das, was als Äquatorialplatte bezeichnet wird (vgl. Tafel I Fig. *d*). Die Figur, wie sie sich jetzt dem Beobachter darbietet, besteht aus zwei Teilen, einem achromatischen, nämlich den beiden Strahlensternen und der zwischen ihnen sich ausspannenden Spindel, und einem chromatischen, nämlich den zur Äquatorialplatte angeordneten Chromosomen. Man bezeichnet sie als mitotische Figur und nennt die mit ihrer Hilfe bewirkte Kernteilung Mitose oder auch Karyokinese. Sind nun alle Vorbereitungen für den eigentlichen Teilungsvorgang getroffen, so vollzieht sich dieser in folgender Weise.

Die Chromosomen sind es, die von nun ab in den Vordergrund des Interesses treten. Jedes dieser Stäbchen nämlich spaltet sich der Länge nach in zwei völlig gleiche Teile, die dann später nach den entgegengesetzten Polen der Spindel auseinanderrücken. Nicht in allen Fällen vollzieht sich die Teilung

der Chromatinstäbchen erst dann, wenn sie sich zur Äquatorialplatte angeordnet haben; häufig treten sie schon gedoppelt in sie ein. Es ist aber für die Bedeutung dieses Vorgangs ohne Belang, wann er eintritt. Wichtig ist allein, daß die Chromosomen bei der Kernteilung ihre Zahl durch Längsspaltung verdoppeln: aus jedem Stäbchen gehen zwei hervor, die einander genau gleich sind (vgl. Tafel I Fig. *e*). Eine Weile liegen die beiden Spalthälften nebeneinander. Dann aber sieht man, wie sie langsam auseinanderrücken und sich in zwei Gruppen nach den beiden Strahlensternen hin bewegen (vgl. Tafel I Fig. *f*). Dabei kommen sich die Glieder jeder Gruppe untereinander immer näher, so daß sie schließlich eng zusammengedrängt ihren Pol erreichen (vgl. Tafel I Fig. *g*). Die Chromosomen folgen also dem Weg, den die Spindelstrahlen vorzeigen. In manchen Fällen sieht es so aus, als ob sich diese an die Stäbchen anhefteten und sie, indem sie sich verkürzen, gegen das Zentrum ihrer Strahlung hinzögen. Wie dem auch sei, überraschend ist die Exaktheit, mit der die Verteilung der chromatischen Substanz auf die beiden in der Entstehung begriffenen Zellen vorgenommen wird. Denn sobald sich nun die Gruppen der Tochterchromosomen ihren beiden Polen nähern, bildet sich um jedes von ihnen ein Bläschen, das im weiteren mit seinen Nachbarn verschmilzt; das Resultat ist nichts anderes als der neue Kern (vgl. Tafel I Fig. *g*). Die Chromosomen verlieren allmählich ihre scharf begrenzte Gestalt wieder, und wenn sich schließlich auch die Zelle selbst geteilt hat, indem sich von ihrem Äquator her eine ringförmige Furche allmählich tiefer und tiefer in ihren Körper einsenkt und ihn genau in der Mitte zwischen den beiden Spindelpolen durchschneidet, so erhält jede der beiden nun ins Dasein getretenen Tochterzellen einen Kern, der dem der Mutterzelle, aus dem er hervorgegangen ist, aufs vollkommenste gleicht (vgl. Tafel I Fig. *g—h*). Inzwischen sind auch die Strahlensterne wieder verschwunden; höchstens ein winziges Körnchen, das nur mit den stärksten mikroskopischen Systemen eben noch nachweisbar ist, erhält sich und liegt in der Nähe der Kernmembran: man nennt es Zentrosoma. So haben also, wenn

der Teilungsvorgang zum Abschluß gekommen ist, die Tochterzellen durchaus wieder das Aussehen, das die Mutterzelle hatte, bevor sie sich zur Teilung anschickte; sie befinden sich jetzt in dem Zustand, der vorher als der der ruhenden Zelle bezeichnet worden war.

Überblickt man den Verlauf der Zellteilung, so imponiert vor allem der Aufwand, mit dem die Halbierung des Kerns in Szene gesetzt wird. Der ganze komplizierte Apparat der mitotischen Figur, also des Strahlensystems mit seinen Sternen und seiner Spindel, dient offenbar nur einem Zweck: alles ist darauf abgelegt, die chromatische Substanz in zwei möglichst exakte Hälften zu zerlegen und diese den neuen Zellen zuzuführen. Auch das Verhalten des Chromatins selbst ist erst unter diesem Gesichtspunkt zu verstehen. Denn die Bildung der chromatischen Stäbchen, ihre Längsspaltung und Anordnung in der Äquatorialplatte bezweckt, wie leicht ersichtlich, gleichfalls nichts anderes wie die minutiöse Halbierung dieser Substanz. Es ist in der Tat ein Schauspiel, das einen ganz eigenen, man möchte fast sagen ästhetischen Reiz ausübt, wenn man die außerordentliche Zuverlässigkeit und Genauigkeit wahrnimmt, mit der diese zarten und feinen Gebilde arbeiten: höchst selten einmal wird die Harmonie des Vorgangs durchbrochen, indem sich ein Chromosom der einen Gruppe in die andere hinüberverirrt. Das alles legt den Gedanken nahe, daß die chromatische Substanz besonders kostbar sei, daß ihr im Leben der Zelle eine große Bedeutung zukomme, ja mehr noch, daß in ihr Kräfte ihr Substrat haben, die für den Organismus und seine Existenz im eminentesten Sinne bestimmend sind. Dies ist in der Tat so. Aber das Geheimnis des Chromatins kann hier noch nicht enthüllt werden. An anderer Stelle wird, was hier nur angedeutet wurde, des weiteren ausgeführt werden.

Nun ziemt es sich, noch einmal das ausgewachsene Individuum zu betrachten. Da tritt es uns denn entgegen als das Resultat einer unabsehbaren Folge von Zellteilungen: jede von den Millionen Zellen, aus denen es aufgebaut ist, hat ja

eine Mutterzelle gehabt, aus deren Teilung sie hervorgegangen ist; ebenso steht es wiederum mit dieser selbst und so fort immer weiter zurück, bis schließlich die letzte Zellgeneration erreicht ist. Und je weiter zurück, um so kleiner wird die Zahl der Elemente, immer abnehmend im Sinne der geometrischen Progression der Zwei. So wird denn endlich die Urmutterzelle erreicht, die erste und älteste, aus der sie alle entstanden sind. Das ist die Geschlechtszelle, die am Anfang jeder Entwicklung zum Individuum steht.

III. Die Keimzellen.

Die individuelle Entwicklung (Ontogenie) stellt sich als eine Folge von Zellteilungen dar. Aber es leuchtet ohne weiteres ein, daß damit nur eine Seite des Vorgangs aufgedeckt ist; es müssen noch andere Momente hervortreten, die bisher nicht erwähnt worden sind. Denn wenn sich nur Zelle an Zelle reihte und alle Abkömmlinge immer wieder der Mutterzelle glichen, so würde mit der Zeit wohl ein ungeheurer Zellhaufen entstehen, niemals aber käme es zur Ausgestaltung dessen, was wir einen Organismus nennen. Was also muß eintreten, damit aus der Flucht der Zellteilungen nicht ein regelloses Konglomerat, sondern ein bestimmt gestaltetes und bestimmt funktionierendes Gebilde hervorgehe? Zweierlei offenbar. Die bestimmte Gestalt wird dadurch erreicht werden, daß sich die Zellen nach feststehenden Regeln aneinander reihen; die bestimmte Funktion dagegen ist die Folge von Differenzierungen, die in den Zellen selbst Platz greifen: die Zellen verändern sich dann ihrer Art nach. Indem Gruppen von unter sich gleichen Zellen nur noch einen Teil, eine Besonderheit, der allgemeinen, zum Leben notwendigen Funktionen ausüben, bilden sich Organe und Gewebe. Es ist das Prinzip der Arbeitsteilung, das hier zur Wirkung kommt und den Körper der vielzelligen Organismen in eine große Zahl von Einzelkomplexen zerlegt, denen die verschiedensten Lebenstätigkeiten obliegen. Aber alle diese Differenzierungen dienen in letzter Linie doch demselben Zweck: sie sollen die Existenz des einzelnen Individuums sichern und erhalten. Im Gegensatz hierzu steht die Aufgabe, die einer Gruppe von Zellen zugefallen ist, die sich von den ebenerwähnten,

den Körperzellen, auf das bestimmteste unterscheiden. Diese besondere, ausgezeichnete Gruppe besteht aus den Keimzellen. Ihre Aufgabe liegt weit weniger im Bereiche des individuellen Lebens, als es bei den anderen, den somatischen Zellen, der Fall ist. Denn es ist ihre Bestimmung, sich von dem Körper, der sie hervorgebracht hat, zu trennen und die Erhaltung der Art zu sichern, indem sie sie fortpflanzen. Aus dieser besonderen Aufgabe läßt sich die eigentümliche Ausgestaltung der Geschlechtszellen ableiten, die auf den folgenden Seiten beschrieben werden soll.

Unter zwei Formen treten die Propagationszellen auf, als Ei und als Spermatozoon. In ihrer ausgebildeten, reifen Form sind sich diese beiden höchst unähnlich; es ist leicht, sie sofort als das zu erkennen, was sie sind. Aber das gilt nur für das Endstadium ihrer Entwicklung; bevor sie dieses erreicht haben, gleichen sie einander vollkommen und unterscheiden sich auch wenig von den sie umgebenden somatischen Zellen. Es wird sich also empfehlen, von der Form auszugehen, durch die diese Zellen am deutlichsten charakterisiert sind und ihre Entwicklungsgeschichte von da aus rückwärts zu verfolgen. Was also zunächst das Ei betrifft, so ist ja jedem bekannt, wie es aussieht, und es darf gleich gesagt werden, in der Gestalt sind sich Eier fast durchweg recht ähnlich; es gibt nur wenige, die nicht kugelig oder oval wären. Sonst freilich sind erhebliche Unterschiede vorhanden. Am auffallendsten ist vielleicht die außerordentlich verschiedene Größe. Es gibt Eier, die mikroskopisch klein sind und es gibt Riesen wie das Straußenei. Man könnte meinen, hier mache sich wohl der Einfluß der Größe des Muttertieres geltend, indem kleine Organismen auch kleine Eier, große dagegen solche von bedeutendem Umfang produzierten. Aber das wäre ein Irrtum. Das menschliche Ei z. B. hat einen Durchmesser von 0,2 mm; dem gegenüber sind die Eier des weit kleineren Huhnes vieltausendfach größer. Andere Verhältnisse sind hierfür bestimmend, auf die später noch einzugehen sein wird. Wie in der Größe, so unterscheiden sich die Eier auch durch ihre Hüllen. Es gibt solche, die ganz

nackt sind oder nur eine dünne Membran besitzen, und es gibt andere, die sehr feste Schalen besitzen, viel festere noch als Vogeleier. Auch die Zahl der Eier ist bei den Tieren außerordentlich verschieden. Vögel produzieren verhältnismäßig wenig Eier; ein Huhn z. B. wird es in seinem Leben kaum auf 1000 bringen; Fische dagegen legen davon in jedem Jahr Zehntausende ab und es gibt Würmer, die Millionen von Eiern hervorbringen.

Allein so verschieden Eier untereinander erscheinen, eines ist ihnen allen gemeinsam. Und dieses eine ist das eigentlich Bedeutsame, das Wichtigste und auch das Merkwürdigste an ihnen. Das Ei ist eine, nur eine Zelle. Ob es sich um das winzige, nackte Eichen eines Seesterns handelt oder um das fast drei Pfund schwere des Straußen: beide sind nichts anderes als eine einzige Zelle. Unter diesem Gesichtspunkt läßt sich denn sehr wohl eine allgemein gültige Beschreibung des Eies geben. Auch das kleinste Ei ist eine große Zelle, wenn es mit den Körperzellen verglichen wird. Es enthält einen umfangreichen Kern, der sich als ein helles Bläschen aus dem dunkleren Protoplasma des Zelleibs heraushebt. Für ihn ist der Name Keimbläschen allgemein gebräuchlich. Das Keimbläschen ist von einer scharf hervortretenden Membran umgeben; in seinem Innern liegen Fäden chromatischer Substanz, die durch Aneinanderreihung einzelner Chromatinkörner zustande kommen. Häufig ist noch eine eigentümliche Bildung zu beobachten, die den Namen Keimfleck erhalten hat. Es ist eine Ansammlung chromatischer Substanz, die dem Eikern ein sehr charakteristisches Aussehen verleiht. Leider ist die Bedeutung des Keimflecks durchaus nicht aufgeklärt und sein Name besagt daher nicht nur nichts, er ist sogar recht unglücklich, weil er eine falsche Vorstellung hervorruft.

Der eigentliche Körper des Eies besteht wie jeder Zelleib aus Protoplasma. Dazu tritt aber eine zweite Substanz, die unter Umständen einen sehr bedeutenden Raum einnehmen kann. Das ist der Dotter oder die Nährsubstanz, die auch im Gegensatz zum Protoplasma als Deutoplasma bezeichnet wird.

Der Dotter besteht aus kleinen Körnchen oder auch Plättchen, die in den Zwischenräumen des protoplasmatischen Netzwerkes liegen. Sie können so zahlreich werden, daß vor ihrer Masse das Protoplasma fast verschwindet. Manchmal verteilen sie sich gleichmäßig über das Ei hin, öfter sind sie an bestimmten Stellen angesammelt und lassen andere frei. Der Dotter besteht zum größten Teil aus Eiweißkörpern; dazu kommen fast immer Fette und manchmal auch Öle, die in Gestalt von oft sehr ansehnlichen Tropfen auftreten. Selten ist die Dottersubstanz farblos; in den weitaus meisten Fällen ist sie farbig, gelblich oder opak, auch rot, blau oder violett. Einige Eier besitzen pigmentierten Dotter, so rührt z. B. die schwarze Farbe des Froschlaiches von dem im Dotter vorhandenen Pigment her. Auch bei einigen Seeigeln und Seesternen findet sich solches, das dann dem Ei eine oft sehr charakteristische und hübsche Färbung verleiht. Das Vogelei besitzt zwei Dotterarten, gelben und weißen; jener macht die Hauptmasse aus und ist in konzentrischen Schichten angeordnet; der weiße Dotter liegt in einer dünnen Schicht um den gelben Dotter herum und in stärkerer Anhäufung unter dem kleinen dotterfreien, protoplasmatischen Bezirk, der den Kern enthält.*) Im allgemeinen ist der Dotter schwerer als das Protoplasma. Er ordnet sich daher oft so an, daß er die nach unten liegende Hälfte des Eies einnimmt. Man kann das sehr hübsch beim Froschlaich beobachten: die dotterlose, weißliche Hälfte der befruchteten Eier liegt stets oben. Je nach der Anordnung des Dotters spricht man von alecithalen Eiern, die sehr wenig gleichmäßig verteilten Dotter besitzen, von telolecithalen, wenn sich der Dotter besonders stark am einen Eipol konzentriert und von zentrolecithalen, wenn sich der Dotter im Innern des Eies anhäuft und von einer protoplasmatischen Schicht ein-

*) Der weiße Dotter ist nicht zu verwechseln mit dem „Eiweiß", das den Dotter umgibt und z. B. beim Huhn den größten Raum des Eies einnimmt. Das Eiweiß ist eine sekundäre Bildung, die erst auftritt, wenn das Ei schon auf dem Wege ist, den Körper zu verlassen.

gehüllt wird. Bei telolecithalen Eiern wird der dotterfreie protoplasmatische Bezirk häufig sehr beschränkt; man nennt ihn dann Keimscheibe. Sehr gut kann man diese beim Hühnerei beobachten: sie liegt als ein kleiner, kreisrunder, weißlicher Fleck oben auf dem Eigelb.

Das äußerliche Ansehen der Eier bestimmen vielfach die Hüllen, von denen sie umgeben sind, in sehr charakteristischer Weise. Es sei daher einiges wenige über sie hier mitgeteilt. Nur ganz selten kommt es vor, daß Eier völlig nackt sind. Wenn aber Hüllen vorhanden sind, so können sie in der verschiedensten Weise entstanden sein. Fast alle Eier besitzen eine Dotterhaut, die von dem Ei selbst ausgeschieden wird. Sie entsteht dadurch, daß sich die äußerste Protoplasmaschicht verhärtet. Seltener schon tritt zu der Dotterhaut noch eine zweite Hülle, das Chorion. Dieses wird aber nicht vom Ei, sondern von den es umgebenden Zellagen (Follikelepithel) geliefert. Es kann durch Einlagerung von Chitin ansehnlich verstärkt werden, wie es z. B. bei den Insekteneiern geschieht; ja mitunter geben ihm Höcker und Stacheln vermehrte Widerstandskraft. Schließlich erhalten manche Eier noch eine dritte Hülle, wenn sie durch die Ausführgänge aus dem Körper herausgelangen. Solches geschieht bei den Eiern der Tintenfische, die in einer hornigen Kapsel stecken; auch die kalkige Schale der Vögel und die pergamentartige der Eidechsen und Schlangen entsteht auf diese Weise. Manchmal stecken auch mehrere Eier in einer gemeinsamen Hülle. Man spricht dann von einem Kokon. Der Regenwurm und der Blutegel legen ihre Eier in Kokons ab; vielfach finden sich solche auch bei Insekten.

An einem Hühnerei mögen nun die verschiedenen Bestandteile des Eies rekapituliert werden, indem dabei von außen nach innen vorgegangen wird: Die äußere Bekleidung wird von der harten Kalkschale gebildet. Auf sie folgt die Schalenhaut; sie besteht aus zwei Schichten, die am stumpfen Pol des Eies auseinanderweichen und dort die sogenannte Luftkammer bilden. Von der Schalenhaut wird das Eiweiß umschlossen; es ist von zwei spiraligen Strängen, den Hagelschnüren oder Chalazen,

durchzogen, die sich an die Dotterhaut anlegen. Die Dotterhaut hüllt das eigentliche Ei ein; dieses besteht aus der gelben und weißen Dottersubstanz und der daraufliegenden protoplasmatischen Keimscheibe mit dem Keimbläschen. Von all diesen Bestandteilen ist die Keimscheibe mit ihrem Kern der weitaus wichtigste; sie allein verdient den Namen Ei im striktesten Sinne; alles andere sind nur Akzidenzien, die der Ernährung und dem Schutz des sich entwickelnden Hühnchens dienen sollen.

Fig. 1. Schema eines Spermatozoons. (Nach E. B. Wilson)

Das Ei ist unter allen Umständen eine durch besondere Größe ausgezeichnete Zelle. Ganz anders steht es mit dem Spermatozoon. Es gehört zu den kleinsten überhaupt bekannten Zellen. Es ist so klein, daß seine Zellnatur lange Zeit nicht erkannt werden konnte. Um einen Begriff davon zu geben, wie klein die Samenzelle ist, sei folgendes Beispiel angeführt: Das Ei eines Seeigels kann eben noch mit bloßem Auge als ein winziges Pünktchen erkannt werden; das Spermatozoon desselben Tieres besitzt nach der Schätzung eines Gelehrten nur etwa den fünfhunderttausendsten Teil von der Masse jenes. Aber durch anderes noch unterscheidet es sich vom Ei. Spermatozoon heißt Samentierchen. Das deutet schon darauf hin, daß es sich zu bewegen fähig ist; das Ei vermag das nicht. Dazu kommt schließlich, daß die Samenzellen überall in einer ganz ungeheueren Zahl produziert werden. Selbst bei Tieren, die verhältnismäßig wenig Eier hervorbringen, gelangen Millionen von Spermatozoen zur Reife.

Der Beschreibung des Aussehens der Samenzelle werde die Form zugrunde gelegt, die sich am häufigsten findet. Ein Spermatozoon besteht in der Hauptsache aus einem etwas dickeren Teil, dem Kopf, und einem langen, sehr feinen, fadenförmigen Anhang, dem Schwanz (Fig. 1). Die Gestalt des Kopfes ist in einigen

Fällen kugelig, häufiger länglich. Manchmal plattet er sich an der einen Seite ab; geschieht das an zwei Stellen, so erhält er die Form einer Scheibe. Mannigfache Formen noch zeigt der Kopf von Samenzellen: er kann wie ein Haken, eine Spindel, ein Pfriemen, eine Walze gestaltet sein (Fig. 2), aber immer enthält er im wesentlichen dieselben Bestandteile. Es ist schon gesagt worden, daß auch das Spermatozoon eine

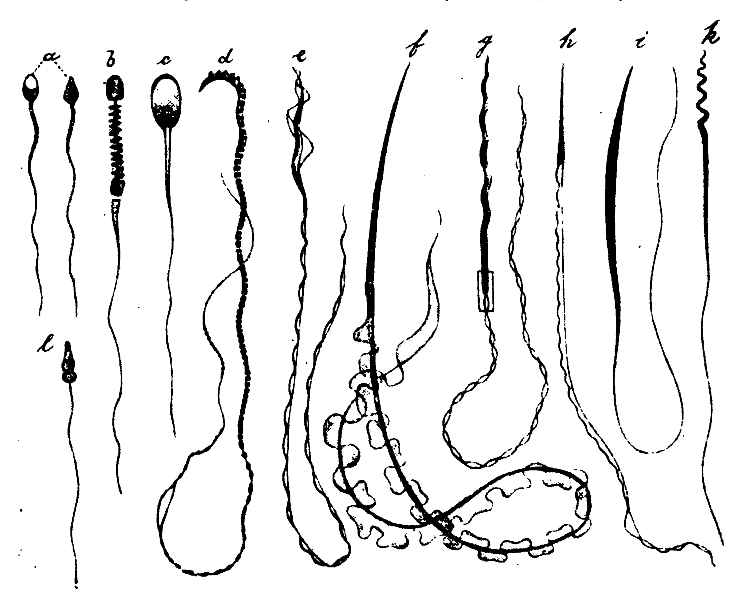


Fig. 2. Spermatozoen verschiedener Tiere: *a* Mensch; *b* Fledermaus; *c* Schwein; *d* Ratte; *e* Buchfink; *f* Wassersalamander; *g* Rochen; *h* Käfer; *i* Maulwurfsgrille; *k* Süßwasserschnecke; *l* Seeigel. (Nach A. Weismann)

Zelle sei. Demgemäß müssen sich an ihm die für eine solche charakteristischen Differenzierungen erkennen lassen. In der Tat stellt der weitaus größte Teil des Kopfes den Zellkern dar, der nur von einer sehr dünnen protoplasmatischen Schicht, die etwa dem Zelleib entspräche, umgeben wird. Aber auch der Kern der Samenzelle ist sozusagen auf das unumgängliche Mindestmaß reduziert. Denn er enthält fast nur chromatische Substanz,

die außerordentlich dicht zusammengepackt ist. Am Vorderende des Kopfes liegt häufig ein Körper, der als Spitzenstück bezeichnet wird. Seine Gestalt läßt vermuten, daß es die mechanische Aufgabe hat, dem Spermatozoon das Eindringen in andere Körper zu erleichtern. Oft ist das Spitzenstück außerordentlich lang und scharf; es kann sogar, wie z. B. beim Triton, mit Widerhaken versehen sein.

Der Schwanzfaden ist wohl als ein Teil des Zelleibes zu betrachten. Er besteht im wesentlichen aus einem Achsenfaden, der von Protoplasma eingehüllt wird. Manchmal verbreitert er sich zu einer Art Flossensaum, der auch in Spiralwindungen den Achsenfaden umziehen kann (Fig. 2 *e* und *f*). Im allgemeinen ist der Schwanzfaden der Samenzelle um vieles länger als der Kopf, doch gibt es davon einige Ausnahmen. Zwischen Kopf und Schwanz schiebt sich das Mittelstück ein. Es ist meist etwas breiter wie der Schwanzfaden, aber schmaler wie der Kopf (Fig. 1). In ihm endigt der Achsenfaden mit einem kleinen Knöpfchen.

Neben solchen Spermatozoen, die einen Schwanzfaden besitzen und die daher als flagellate (flagellum = Geißel) bezeichnet werden, kommen, weit seltener freilich, auch solche vor, die einer Geißel völlig entbehren. Eine verhältnismäßig einfache Form zeigen die Samenzellen des Pferdespulwurms. Sie haben etwa die Form eines Kegels mit einem breiteren und einem schmäleren zugespitzten Teil; in jenem liegt der Kern. Fast bizarr sehen die Spermatozoen der Krebse aus. Es sei hier als Beispiel eine der komplizierteren Formen, die unter ihnen vorkommt, geschildert: Das Spermatozoon des Flußkrebses (Astacus fluviatilis) besitzt keinen Schwanzfaden; es besteht aus einem mittleren, scheibenförmigen Stück, das nach oben offen ist. An diesem sitzen etwa zwanzig spitz auslaufende, starre Fortsätze. Auf der Körperscheibe sitzt eine radiär gestreifte Kappe auf. Wo der Kern liegt, ist bisher nicht mit Sicherheit festgestellt worden. Solche Samenzellen, denen eine Anzahl anderer, ebenfalls höchst eigentümlich und von dem Typus des flagellaten Spermatozoons sehr abweichend gebauter an die Seite zu stellen wäre, sind

wahrscheinlich der Fähigkeit beraubt, sich zu bewegen. Man nennt sie deshalb zum Unterschied von jenen Spermatosome, d. h. Samenkörper. Schließlich wäre hier noch ein Wort über die Samenzellen der Pflanzen zu sagen. Den höheren Pflanzen ist die Form des Pollens oder Blütenstaubes eigen. In der Spitze des aus dem Pollenkorn hervorgehenden Schlauches liegen zwei Kerne. Bei den niederen Pflanzen dagegen kommt eine als Spermatozoid bezeichnete Form der Samenzelle vor, die dem animalischen Spermatozoon ähnelt. Doch besitzen Spermatozoide meist zwei oder mehrere Geißelfäden, die auch nicht am Ende, sondern an der Seite des Zellkörpers befestigt sind.

Vergleicht man nun die beiden Geschlechtszellen miteinander, so besteht ihr Gemeinsames eigentlich nur darin, daß jede von ihnen eine Zelle mit den dafür typischen Bestandteilen ist. Dagegen sind ihre Unterschiede beträchtlich und in die Augen fallend. Am Ei ist alles groß: Körper und Kern sind von erheblichem Umfang und das Chromatin liegt meist weit auseinandergezogen da. Das Spermatozoon dagegen erscheint als die Verwirklichung der Absicht, alles, was zu einer Zelle gehört, auf einen möglichst geringen Raum zusammenzudrängen: der Zelleib ist auf die dünne Protoplasmaschicht, die den Kern umgibt, und den feinen Schwanzfaden reduziert, der Kern ist konzentriertes Chromatin. Beim Ei also das Streben nach möglichster Größe, bei der Samenzelle umgekehrt denkbar kleinste Dimensionen. Und weiter: Das Ei hat keine Organe, um sich von der Stelle zu bewegen; es liegt still an seinem Orte und harrt dort ruhig aus. Ganz anders das Spermatozoon: es ist voller Unruhe; ohne Unterbrechung schlägt sein Schwanzfädchen hin und her und treibt es fort, bis es seinen Zweck erfüllt hat. — Was bedeuten diese Unterschiede? Auch hier führt der Gedanke der Arbeitsteilung auf die richtige Spur. Das Ei ist vollgeladen mit Nährstoffen, Dotter genannt, daher ist es schwerfällig, es kann sich nicht fortbewegen. Seine Aufgabe ist es eben, dafür zu sorgen, daß das nötige Material vorhanden sei, aus dem sich der künftige Organismus aufbauen

könne. Aber das Spermatozoon ist aller Belastung bar; es gleicht dem leichtgeschürzten Läufer, und das ist auch seine Aufgabe, daß es schnell dahineilt, um ans Ziel zu kommen. Sein Ziel aber ist das Ei. Doch damit wird schon ein Gebiet betreten, das zunächst noch verschlossen bleiben muß. Denn zuvor soll noch einiges aus der Entstehungsgeschichte der Geschlechtszellen beachtet werden.

Es ist sehr merkwürdig, daß sich die Geschlechtszellen in vielen Fällen schon in einer außerordentlich frühen Aus-

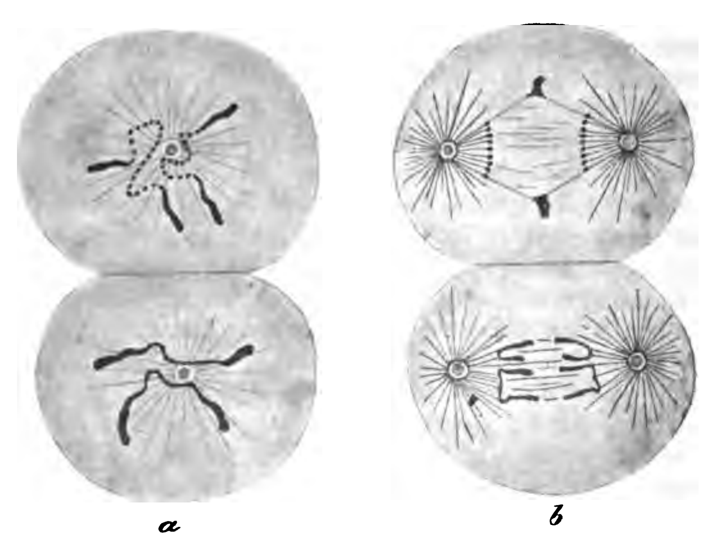


Fig. 3 *a* und *b* Der zweizellige Keim des Pferdespulwurms in Vorbereitung zur nächsten Teilung (Vierzellenstadium). Die obere Zelle in *a* und *b* zeigt die Diminution des Chromatins; in der unteren bleiben die Chromosomen unverändert. (Nach Th. Boveri)

bildungsperiode des werdenden Organismus mit großer Deutlichkeit erkennen lassen: Fast immer zeichnet sich ihr Kern durch besondere Größe vor denen der anderen Zellen aus. Freilich ist es durchaus nicht zu entscheiden, ob aus diesen Keimzellen Eier oder Spermatozoen hervorgehen werden; sie sehen zunächst in beiden Geschlechtern ganz gleich aus. Aber daß es Geschlechts-

zellen sind, läßt sich dadurch beweisen, daß man ihre Entwicklung Schritt für Schritt verfolgt, bis kein Zweifel mehr über ihren Charakter bestehen kann. Der frappanteste Fall, der bisher beobachtet wurde, ist folgender: bei dem Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala) sind schon die beiden aus der ersten Teilung des befruchteten Eies hervorgehenden Zellen voneinander verschieden. Charakteristischerweise ist es die chromatische Substanz, an der sich Unterschiede geltend machen. Der eine Zellkern nämlich stößt einen Teil des Chromatins aus, indem die Enden seiner beiden Chromosomen abgeworfen werden und sich im Protoplasma des Zellkörpers auflösen. Was übrigbleibt, zerfällt in kleine Stücke, die sich dann bei den späteren Teilungen der Zelle jedes für sich der Länge nach spalten. Aus dieser Zelle gehen bei den weiteren Teilungen nur Körperzellen hervor (Fig. 3 *a* u. *b*). Anders verhält sich ihre Schwesterzelle. Ihre Chromosomen erleiden keinerlei Veränderung; weder stoßen sie einen Teil ihrer Substanz ab, noch zerfallen sie in kleine Stückchen. Entsprechend der größeren Menge chromatischer Substanz sind denn auch die Kerne der beiden Zellen, die aus ihrer Teilung resultieren, bedeutend umfangreicher wie die der anderen mit diminuiertem Chromatin. Wenn nun die nächste Teilung stattfindet, so wiederholt sich derselbe Vorgang wie zuvor: von den beiden Zellen mit großen Kernen stößt die eine einen Teil des Chromatins aus, die andere erhält es intakt, und so geht es im ganzen fünfmal. Die beiden Zellen, die dann noch die Chromosomen in ihrer ursprünglichen Gestalt bewahrt haben, sind die Urgeschlechtszellen, von denen die Geschlechtsprodukte des ausgewachsenen Tieres in direkter Linie abstammen: aus ihnen gehen nur Keimzellen hervor und diese allein bewahren die chromatische Substanz des befruchteten Eies ohne Abzug; sämtliche Körperzellen sind dagegen nur mit einem Teil des ursprünglichen Chromatins ausgestattet. Auf die Bedeutung dieser Erscheinung wird später noch einzugehen sein.

Hier erhebt sich zunächst eine andere Frage. Zwar lassen sich Keimzellen, wie soeben angedeutet wurde, schon frühe von

den Körperzellen unterscheiden; allein wie erlangen sie die besondere Ausgestaltung, in der sie als Ei und als Spermatozoon erscheinen? Es ist klar, daß der Weg, den jede von ihnen zurücklegt, verschieden sein muß, da sie in ihrer definitiven Gestalt einander so unähnlich wie möglich sind. Zuerst also, wie wird eine Keimzelle zum Ei? Ein recht anschauliches Beispiel hierfür bieten Vielzeller wie der Süßwasserpolyp (Hydra). Seine Keimzelle gleicht etwa einer Amöbe; sie kann wie diese umherkriechen und sie braucht diese Fähigkeit dazu, die Zellen ihrer Nachbarschaft aufzufressen und sich auf solche Weise zu vergrößern. Diese etwas rohe Art wird zwar bei höheren Tieren verfeinert, das Prinzip bleibt jedoch dasselbe. Man bezeichnet die Stelle, an der Keimzellen liegen, als Eierstock oder Ovarium und begreift unter diesem Ausdruck nicht nur die Keimzellen selbst, sondern auch die sich um sie gruppierenden Elemente. Vielfach legt sich nun ein Kranz von Zellen dicht um jede Keimzelle herum; solch eine Bildung nennt man Follikel, und es ist nicht zweifelhaft, daß die Follikelzellen dazu dasind, der Keimzelle als Nährmaterial zu dienen oder doch ihr die nötige Nahrung herbeizuschaffen. Eigenartig und leicht verständlich sind die Verhältnisse bei manchen Würmern und Insekten. Da gibt es z. B. einen Wurm (Ophryotrocha puerilis), dessen Keimzellen stets von einer anderen Zelle begleitet werden. Diese ist zuerst größer als jene und besitzt einen sehr chromatinreichen Kern. Aber allmählich wird die Keimzelle größer und größer und zwar auf Kosten ihrer Begleiterin, bis schließlich von diesen nichts mehr übrigbleibt. Die Keimzelle hat also ihre Nährzelle vollständig in sich aufgenommen. Das Insektenovarium sodann besteht aus einer Anzahl von Röhren oder Schläuchen, die in einen zentralen Teil, den Kelch, münden. In den Röhren liegen die Keimzellen hintereinander. Dabei wird in manchen Fällen die Eiröhre zwischen zwei eine Keimzelle enthaltenden Follikeln stark eingeschnürt und sieht dann wie eine Schnur von Perlen aus; in andern setzen sich die Follikel unmittelbar aneinander. Auch die Verteilung der Nährzellen ist verschieden. Bei manchen Insekten erhält jede Keimzelle eine oder auch

mehrere Nährzellen mit, die dann in einem gemeinsamen Follikel untergebracht werden; bei andern werden besondere „Nährkammern" gebildet, die mit den Keimzellen abwechseln und sich aus vielen Nährzellen zusammensetzen; wieder bei anderen, wie z. B. bei den Bienen, sind Nährzellen nur im Endabschnitt der Eiröhre vorhanden, von hier aus senden sie den Keimzellen Nahrung in flüssiger Form zu. Ein letztes Beispiel sei noch angeführt: unser Regenwurm (Lumbricus agricola) legt mehrere Eier in einem Kokon ab; aber nur eines kann sich entwickeln, die übrigen werden von diesem aufgezehrt. Auch hier also müssen sich Zellen in den Dienst ihrer Schwester stellen, damit diese für ihre große Aufgabe ausgerüstet werde.

Was den Keimzellen von ihren Nährzellen geliefert wird, ist nun freilich noch nicht Dottersubstanz. Sie wird vielmehr im Ei selbst gebildet, indem dort an einzelnen Stellen, besonders in der Randpartie und in der Umgebung des Kernes eine Umwandlung der Nährsubstanz in Dotterkörnchen vor sich geht. Es ist sehr wahrscheinlich, daß der Kern dabei eine entscheidende Rolle spielt. Dafür spricht auch der Umstand, daß man ihn häufig Fortsätze in die dichte Anhäufung von Nährmaterial senden sieht. Je älter die Keimzelle wird, desto zahlreicher werden die Dotterkörnchen in ihr; sie nehmen auch selbst fortwährend an Umfang zu, während andererseits immer neue, kleinere Körnchen auftreten. Wie gewaltig die angesammelten Dottermassen werden können, ist schon erwähnt worden; das eigentliche Ei kann schließlich ganz hinter ihnen zurücktreten.

Die Keimzelle entwickelt sich zum Ei, indem sie auf Kosten und unter Beihilfe ihrer Umgebung möglichst viel Nahrung aufnimmt und diese in Dottersubstanzen umformt. Infolgedessen imponiert diese Keimzelle, wenn sie am Abschluß ihrer Entwicklung angelangt ist, immer durch ihre Masse. Ganz anders ist der Weg, den Keimzellen zu durchlaufen haben, die schließlich als Spermatozoen das Ziel ihrer Ausgestaltung erreichen. Man bezeichnet die Ansammlung solcher Zellen, aus denen Spermatozoen werden, als Hoden. Im Hoden finden sich als jüngste Elemente Keimzellen, die noch ein ziemlich indifferentes

Aussehen zeigen. Diese teilen sich sehr lebhaft und liefern Zellen, die Spermatogonien genannt werden. Auch diese teilen sich des öfteren; die Zellen, die hieraus resultieren, heißen Spermatocyten. Sie halten zunächst in ihren Teilungen inne und wachsen beträchtlich heran (Spermatocyte I. Ordnung). Dann teilen auch sie sich (Spermatocyte II. Ordnung) und, ohne daß der Kern in seinen Ruhezustand zurückkehrte, wiederholen ihre Tochterzellen die Teilung. Die so entstandenen Zellen heißen Spermatiden; aus ihnen gehen durch gewisse Umwandlungen Spermatozoen hervor. Auf diese Weise bilden sich also aus jeder Spermatocyte I. Ordnung vier Spermatozoen. Die auffallendste Formveränderung vollzieht sich beim Übergang von der Spermatide zum Spermatozoon. Jene nämlich stellt eine runde Zelle mit einem großen chromatinreichen Kern dar. Im Verlaufe der nun beginnenden Veränderungen wird das Chromatin des Kernes immer fester zusammengedrückt, immer kompakter, so daß sich die Kernmembran schließlich weit von ihm abhebt; dann nimmt die zunächst kugelige Chromatinmasse allmählich eine schlankere Gestalt an; indem sich ihr der Zelleib anschmiegt, wird die Kernmembran wieder fest an das Chromatin angepreßt, so daß der Abstand zwischen beiden völlig verschwindet. In dieser Weise entsteht der längliche Kopf des Spermatozoons. Wie aber bildet sich das Mittelstück und der Schwanzfaden? Bei der Besprechung der Zellteilung war von einem kleinen Körperchen die Rede, das im Mittelpunkte der Strahlensterne zu finden war und den Namen Zentrosoma trug. Dieses Zentrosoma teilt sich in der Spermatide in zwei kleine Körnchen, die an der Peripherie der Zelle Aufstellung nehmen. Aus ihnen geht das Mittelstück hervor. Der Schwanzfaden dagegen entsteht aus dem Körper der Spermatide, indem sich dessen Protoplasma an dem schon vorher aus dem einen der Zentrosome hervorgewachsenen Achsenfaden entlang schiebt und diesen umhüllt. Nun wäre nur noch das Spitzenstück des Spermatozoons zu erwähnen. Es scheint daß der bei der Teilung auftretende Strahlenstern das Material zu seiner Bildung liefert. Damit sind die einzelnen Bestand-

teile des Spermatozoons ihrer Entstehung nach aus der typischen Zelle abgeleitet.

Der Werdegang der beiden Geschlechtszellen zeigt eine fortschreitende Differenzierung ursprünglich völlig gleichaussehender Zellen. Je weiter sich die Keimzellen von dem Moment ihres ersten Auftretens entfernen, desto verschiedener werden sie, bis sie endlich die Gestalten annehmen, unter denen sie uns als Ei und Spermatozoon entgegentreten. Ihre definitive Form erscheint als der Ausdruck einer Verteilung der ursprünglich jeder Geschlechtszelle zukommenden Arbeit in der Art, daß das Ei die Ansammlung des für die Entstehung eines neuen Individuums nötigen Materials übernimmt, das Spermatozoon dagegen die Bewegungsfähigkeit ausbildet, durch die eine Vereinigung der beiden Geschlechtszellen ermöglicht wird. Vereinigung von Ei und Spermatozoon ist aber nichts anderes als Befruchtung.

IV. Die Befruchtung.

1. Die Reifung der Keimzellen.

Die Geschichte der Geschlechtszellen, wie sie bisher dargestellt wurde, ist nicht vollständig. Sie weist eine Lücke auf, und zwar an einem Punkte, der von großer Bedeutung für das Verständnis des Vorgangs der Befruchtung ist. Was zunächst das Ei angeht, so stellte es sich nach der letzten Beschreibung als eine Zelle dar mit auffallend großem Kern, Keimbläschen genannt, dem eine Ansammlung stark färbbarer Substanz, der Keimfleck, sein besonderes Aussehen gab (vgl. Fig. 5*a* auf S. 43). Die so ausgestattete Zelle heißt das unreife Ei, weil sie, wie sie da ist, nicht befruchtet werden und also auch nicht in die Entwicklung eintreten kann. Das Ei hat, damit das geschehen könne, einen Prozeß der Reifung zu durchlaufen. Ganz kurz gesagt besteht dieser darin, daß das Ei zwei schnell aufeinanderfolgende Teilungen durchmacht, deren Produkte durch ihre außerordentlichen Größenunterschiede auffallen. Jedesmal hat nämlich die eine der aus der Teilung hervorgehenden Zellen annähernd denselben Umfang wie die Mutterzelle, die andere dagegen ist im Vergleich zu ihr winzig klein. Der Vorgang spielt sich so ab: Das Keimbläschen verliert sein pralles, rundliches Aussehen; seine Membran beginnt undeutlich zu werden und schließlich ganz zu schwinden: der Kern löst sich auf. Nicht selten geschieht das so gründlich, daß es fast unmöglich ist, in diesem Stadium überhaupt noch etwas von ihm zu entdecken. Allmählich aber werden an der Stelle, wo er gelegen hatte, zwei kleine dicht nebeneinandergerückte Strahlensterne sichtbar; sie werden größer, entfernen sich voneinander und bilden

schließlich eine Spindel, in deren Äquator wie bei jeder Teilung Chromosome liegen. Diese Spindel aber zeigt gewisse Absonderlichkeiten. Sie bleibt nicht, wie es sonst die Regel ist, in der Mitte der Zelle, sondern rückt ganz dicht an den Rand des Eies und ist meist kleiner wie die gewöhnliche Teilungsspindel. Dabei befindet sich der eine Spindelpol unmittelbar an der Peripherie des Eies, der andere liegt gegen dessen Mittelpunkt zu, so daß sich also die ganze Figur in der Richtung eines Radius einstellt (vgl. Tafel II Fig. *c* und *d*). Jetzt wölbt sich das Protoplasma des Eies dort, wo der äußere Spindelpol die Peripherie berührt, ein wenig vor; die eine Spindelhälfte rückt in die Vorwölbung hinein und nimmt die Hälfte der Chromosomen, die sich inzwischen gespalten haben, mit (vgl. Tafel II Fig. *e*). Dann schneidet eine Furche im Äquator der Spindel ein und teilt das Ei in zwei Zellen von höchst verschiedenem Umfang (vgl. Tafel II Fig. *f*). Die große Zelle ist die Eimutterzelle (Oocyte II. Ordnung), die kleine heißt erste Polocyte (I. P. c.)*). Was bisher beschrieben worden ist, würde also als die Bildung der ersten Polocyte zu bezeichnen sein. Kaum aber ist dieser Vorgang zum Abschluß gelangt, so bereiten sich beide Zellen zu einer zweiten Teilung vor. Ohne daß sich ihre Kerne rekonstruierten, entsteht in jeder von ihnen eine Spindel. Die erste Polocyte teilt sich in zwei gleiche winzige Zellen; die Eimutterzelle aber wiederholt, was eben beschrieben worden ist: wieder erscheint die exzentrisch gelegene Spindel, wieder wölbt sich das Protoplasma ein wenig vor und wieder wird eine kleine Zelle abgetrennt, die als zweite Polocyte (II. P. c.) zu bezeichnen ist.**) Darauf kehren die Kerne

*) Meist wird statt dessen die Bezeichnung erster Richtungskörper verwandt. Dieser eigentümliche Name erklärt sich daraus, daß in manchen Fällen an der Stelle, wo sich jene kleine Zelle abschnürt, später nach der Befruchtung die erste Teilungsebene entsteht, so daß also der Richtungskörper die Richtung angeben würde, in der die Furchung verlaufen wird. Obgleich dies nun durchaus nicht immer zutrifft, ist der Name doch geblieben.

**) Auch zweiter Richtungskörper genannt.

in allen vier Zellen wieder in ihr Ruhestadium zurück (vgl. Tafel II Fig. *g* und *h*). Die große Zelle kann nun erst mit vollem Recht Ei und ihr Kern Eikern genannt werden. Sie hat jetzt die Gestalt und Qualität erlangt, in der sie befruchtet werden kann. Was die Richtungskörper angeht, so spielen sie weiter keine Rolle; sie lösen sich vom Ei ab und zerfallen.

Die Frage ist aber, als was die Polocyten anzusehen sind. Es ist nicht zu bezweifeln, daß ihre Bildung als eine Zellteilung im vollen Sinne des Wortes zu bewerten ist. Freilich sind die als Polocyten aus dieser Teilung hervorgehenden Zellen nicht mehr funktionsfähig; sie sind rudimentär. In diesem Gedankengang liegt die Vermutung eingeschlossen, daß sie ursprünglich auch Eizellen waren und als solche ihrer jedesmaligen Schwesterzelle an Umfang gleichkamen. Diese Anordnung würde den Vorteil gehabt haben, daß die Zahl der produzierten Eier um das Vierfache größer gewesen wäre. Sie hätte aber den Nachteil gehabt, daß dem Ei nur etwa der vierte Teil seiner Substanzmenge zur Verfügung gestanden hätte, indem ja das Protoplasma, das sich jetzt auf das große Ei und die drei kleinen Polocyten verteilt, damals in vier gleichgroße Portionen zerlegt worden wäre. Der Nachteil, der sich daraus für das weitere Schicksal des Eies ergab, wurde wohl von dem Vorteil der größeren Anzahl nicht aufgewogen. So ist es begreiflich, daß drei von den entstehenden Eizellen abortiv geworden sind und damit dem allein übrigbleibenden reifen Ei die reichliche Ausstattung mit dem für die erste Entwicklung des werdenden Organismus nötigen Material ermöglichten. Die heute allgemein gebilligte Auffassung der Polocytenbildung geht also dahin, daß die beiden Abkömmlinge der ersten Polocyte ebenso wie die zweite Polocyte als abortive Eizellen zu betrachten seien.

Hier wird vielleicht einzuwenden versucht werden, der Effekt der Polocytenbildung lasse sich doch weit einfacher erzielen. Denn wenn es nur darauf ankomme, dem künftigen Ei möglichst wenig Substanz zu entziehen, so würde das am besten

erreicht, wenn die beiden Reifungsteilungen ganz unterblieben. Allein sie sind in anderer Beziehung von hoher Bedeutung. Um sie zu erkennen, muß der Vorgang noch genauer beschrieben werden. Es handelt sich im besonderen um das Verhalten der chromatischen Substanz. Der folgenden Beschreibung seien die Zahlenverhältnisse des Pferdespulwurmes, die besonders einfach sind, zugrunde gelegt. Während bei allen sonstigen Teilungen der Zellen dieses Tieres immer vier Chromosomenstäbchen sichtbar werden, erscheinen statt dessen bei der ersten Reifungsteilung der Eimutterzelle zwei Gruppen von vier im Quadrat liegenden Körnchen in der Äquatorialplatte.*) Man nennt diese Vierergruppen Tetraden (vgl. Tafel II Fig. *b* und *c*). Wenn die Teilung beginnt, so rücken von jeder Gruppe zwei nebeneinanderliegende Körnchen nach jedem der beiden Pole auseinander. Auf diese Weise gelangen je zwei Körnerpaare sowohl in die erste Polocyte wie auch in das künftige Ei. Der Prozeß läuft sofort weiter, da ja, wie schon bemerkt worden ist, der Kern nicht in seinen Ruhezustand zurückkehrt. Die beiden Körnchenpaare, die im künftigen Ei geblieben sind, bilden zunächst eine Reihe. Aber alsbald dreht sich jedes der Paare um einen rechten Winkel, so daß eine Äquatorialplatte entsteht, in der zwei Zweiergruppen (Dyaden) liegen (vgl. Tafel II Fig. *f*). Die Teilung erfolgt genau so wie die erste. Die Körner rücken auseinander, und wenn sich die zweite Polocyte abschnürt, so gehen in sie zwei chromatische Elemente ein, wie auch im Ei deren zwei zurückbleiben. Die zweite Polocyte erhält also nur halb so viel Chromatinkörner wie die erste. Was das Ei betrifft, so besitzt es nun ebenfalls nur zwei chromatische Elemente, um die sich ein Kern bildet. Damit ist es reif zur Befruchtung geworden. Das Resultat der Reifungsteilungen nach dieser Seite hin besteht darin, daß die Anzahl

---

*) Beim Pferdespulwurm sind es kleine Kugeln und nicht Stäbchen, wie in dem Schema gezeichnet worden ist. Diese Form wurde bevorzugt, weil mit ihrer Hilfe der weitere Verlauf des Vorgangs deutlicher dargestellt werden kann.

der Chromosomen von vier auf zwei, also auf die Hälfte herabgesetzt worden ist.

Bei der anderen Geschlechtszelle, dem Spermatozoon, verläuft der Reifungsprozeß ganz analog. Die beiden letzten Teilungen, die die Samenzellen durchmachen, entsprechen durchaus dem, was bei der Polocytenbildung des Eies zu beobachten war. Auch hier stellen sich zwei Vierergruppen in der Äquatorialebene der Teilungsfigur auf; auch hier erhalten die beiden aus der ersten Teilung hervorgehenden Zellen je zwei Körnerpaare; auch hier schließt sich die zweite Teilung unmittelbar an die erste an, ohne daß sich die Kerne rekonstruierten, und auch hier erhält jede der beiden aus der zweiten Teilung resultierenden Zellen zwei Chromatinkörner.

Allein in einem Punkte scheinen sich die Reifungsvorgänge in den beiden Geschlechtszellen recht wesentlich zu unterscheiden: bei den Samenzellen sind alle Teilungsprodukte einander an Größe völlig gleich; bei den Eizellen waren sie dagegen höchst ungleich. Aus der Samenstammzelle gehen schließlich vier gleichgroße und gleichwertige Samenzellen hervor, während die Eistammzelle drei kleine Polocyten und nur eine Eizelle produzierte. Und doch wird ein genauer Vergleich des Werdeganges der beiden Geschlechtszellen zeigen, daß er völlig übereinstimmend verläuft. Es ist am einfachsten, zwei von Th. Boveri entworfene Schemata nebeneinander zu betrachten (Fig. 4). Das erste stellt die Genese des Eies dar, das zweite die des Spermatozoons. In ganz gleicher Weise durchlaufen die Geschlechtszellen eine Keimzone, innerhalb deren sie sich mehrfach teilen. Dann tritt wiederum bei beiden Arten in der gleichen Weise eine Pause in den Teilungen ein. Während deren vergrößern sich die Zellen; namentlich bei den künftigen Eizellen findet ein bedeutendes Wachstum statt. Darauf folgen nun in beiderlei Geschlechtszellen die Reifungsteilungen. Sie stellen sich bei der künftigen Eizelle als Abschnürung der beiden Polocyten dar, so daß als Endprodukte neben dem reifen Ei die Tochterzellen der ersten Polocyte und die zweite Polocyte erscheinen. Bei der künftigen Samenzelle verlaufen die beiden Reifungsteilungen

ganz regulär so, daß schließlich vier Spermatiden entstehen, die sich direkt in Spermatozoen umwandeln. Als Endprodukte der Reifungsteilungen erscheinen mithin in beiden Fällen vier Zellen. Gerade aus diesem Vergleich der Reifung des Eies mit der des Spermatozoons erwächst die stärkste Stütze für die Anschauung, daß die Polocyten nichts anderes sind als abortive Eier und daß die Bedeutung ihres Abortivwerdens eben in der so ermöglichten reichlicheren Ausstattung des Eies mit plasmatischer Substanz liegt. Der Unterschied im Ablauf der Reifungsteilungen der beiden Geschlechtszellen begreift sich ohne

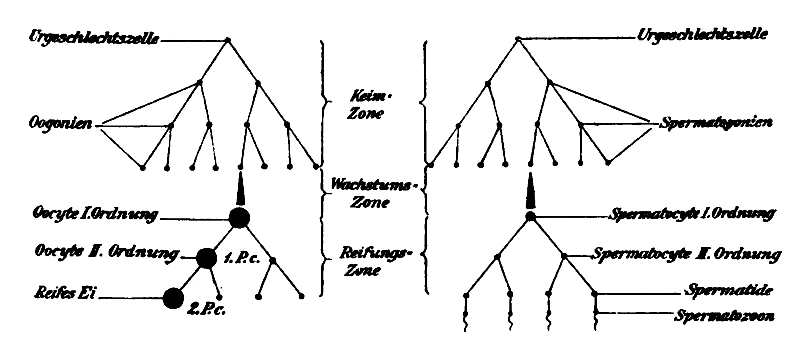


Fig. 4. Schemata der Reifung der Geschlechtszellen.
Links Ei, rechts Spermatozoon.
(Nach Th. Boveri)

Schwierigkeit, wenn man ihn aus dem Gesichtspunkt der Arbeitsteilung betrachtet, die zwischen Ei und Samenzelle stattgefunden hat. Das Ei liefert das Material, das für die Einleitung der Entwicklung nötig ist; die Samenzelle hat die Aufgabe übernommen, die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen zu bewerkstelligen, indem es vermöge seiner Bewegungsfähigkeit das Ei aufsucht. Jenes muß sich daher seine Größe zu erhalten suchen; dieses dagegen strebt im Gegenteil, sich die Bürde möglichst zu erleichtern. Jenem ist es aber, da es in Ruhe sein Schicksal erwarten kann, von geringerem Werte, eine möglichst große Zahl zu erreichen, die dagegen den Samen-

zellen höchst erwünscht sein muß, da ihrer doch viele den auf dem Wege zum Ei lauernden Gefahren zum Opfer fallen werden.

Was aber bedeutet die durch die Reifungsteilungen bewirkte Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte ihrer Zahl? In diesem Punkte stimmten beide Geschlechtszellen vollkommen überein: die Bedeutung des Vorgangs muß daher auch für beide die gleiche sein. Was also bezweckt die Verminderung der Chromosomenzahl auf die Hälfte? Warum erhält das Ei und das Spermatozoon nicht wie alle übrigen Zellen des Pferdespulwurmes vier Chromosomen, sondern nur zwei? Früher schon ist auf die bemerkenswerte Tatsache hingewiesen worden, daß jede Tier- und Pflanzenart eine für sie typische Anzahl von Chromosomen besitzt. An jener Stelle ist auch eine ganze Reihe von Beispielen hierfür angeführt worden. Soll diese typische Chromosomenzahl erhalten bleiben, so ist es notwendig, daß sie irgend einmal im Laufe der Entwicklung des Individuums auf die Hälfte vermindert wird. Das ergibt sich aus folgenden Überlegungen: Ei wie Spermatozoon sind Zellen; ihre Kerne enthalten Chromosomen. Angenommen, diese seien in der typischen Zahl vorhanden: bei der Befruchtung, die ja, wie schon angedeutet wurde, in der Vereinigung von Ei- und Samenzelle besteht, müßte dann die Zahl der Chromosomen auf das Doppelte gebracht werden. Der Pferdespulwurm hat typischerweise vier Chromosomen: besäße sein Ei wie auch sein Spermatozoon ebenfalls je vier Chromosomen, so würde das befruchtete Ei, das durch die Vereinigung von Ei- und Samenzelle zustande kommt, nicht mehr vier, sondern acht Chromosomen aufweisen. Alle Zellen aber, die aus der Teilung dieses achtchromosomigen Eies hervorgingen, würden wiederum acht Chromosomen haben. Es ist klar, daß bei diesem Modus der nächsten Generation sechzehn, der folgenden zweiunddreißig, der dritten vierundsechzig Chromosomen zukommen müßten. So würde es weitergehen. Die Zahl der Chromosomen müßte in verhältnismäßig kurzer Zeit ganz ungeheuer anschwellen. Das aber wird verhindert, indem an einer bestimmten Stelle jeder Entwicklung der Keim-

zellen die Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte der für die Art typischen Zahl eintritt. Dieser Vorgang ist es, der als Reifung der Geschlechtszellen bezeichnet wird. Seine volle Bedeutung zu erfassen, wird aber erst später möglich sein. Es wird daher noch einmal auf ihn zurückzukommen sein.

2. Die Vereinigung der Geschlechtszellen.

Das wird zu geschehen haben, wenn der Hergang der Befruchtung selbst erläutert worden ist. Reifung und Befruchtung sind nämlich aufs engste miteinander verbunden. Sie fallen häufig zeitlich, wenigstens zum Teil, zusammen, indem das Ei seine beiden Polocyten erst ausstößt, während das Spermatozoon schon in seinem Inneren weilt. Ja in manchen Fällen kann der Reifungsprozeß des Eies nicht zu Ende geführt werden, wenn nicht zuvor das Spermatozoon hinzugetreten ist. Und auch aus folgendem geht die intime Beziehung der beiden Vorgänge zueinander hervor: Die Befruchtung kann erst dann wirksam werden, wenn die Reifung des Eies vollendet ist; unterbleibt diese, so vermag das Spermatozoon unter Umständen zwar in das Ei einzudringen, aber alle weiteren Ereignisse werden sistiert: der Zweck der Befruchtung wird nicht erreicht. Es wird später zu zeigen sein, warum die nicht vollzogene Reife des Eies ein so unüberwindliches Hindernis für den Ablauf des Befruchtungsvorganges darstellt. Zunächst aber sei dieser selbst geschildert.

Es ist ein reizvolles Schauspiel, wenn Ei- und Samenzelle ihre Vereinigung eingehen, und daß es Organismen gibt, die uns zu schauen erlauben, was sonst im verborgenen geschieht, ist eine hohe Gunst der Natur. Niedere Meerestiere sind es, Seesterne und Seeigel, die sich dem Forscher als geeignetstes Objekt darbieten, den Befruchtungsvorgang im Leben zu studieren. Wie man vorzugehen hat, um zu diesem Ziele zu gelangen, sei im folgenden ein wenig ausführlicher geschildert. Seeigel leben meist in größerer Zahl beisammen. Sie bevorzugen felsige Küsten und geringe Tiefen. Im Golf von Neapel z. B.

sind sie in mehreren Arten zahlreich vorhanden. Fast zu allen Zeiten des Jahres sind die Tiere geschlechtsreif. Ihre Ovarien und Hoden enthalten dann große Mengen von Zeugungsstoffen. Äußerlich kann man den Tieren zwar nicht ansehen, welchen Geschlechtes sie sind, aber sobald man sie öffnet, entscheidet es sich leicht, ob ihre Geschlechtsdrüsen Eier oder Samen enthalten. Sei es zunächst ein weibliches Tier. Man entnimmt ihm seine fünf Ovarien, die sich durch intensiv gelbe Färbung auszeichnen, und legt sie in ein Schälchen mit Seewasser. Alsbald quellen die Eier in großen Mengen aus den platzenden Ovarialschläuchen hervor. Hunderttausende liefert oft ein einziges Tier. Denn die Eier des Seeigels gehören zu den allerkleinsten, die es gibt. Kaum 0,1 mm beträgt ihr Durchmesser. Das ist ein besonders glücklicher Umstand. Denn ihre Kleinheit ist eine Folge davon, daß sie mit wenig Dottersubstanz belastet und daher hell und durchsichtig sind. Das aber ist für die Beobachtung dessen, was sich in dem Ei abspielt, von größter Wichtigkeit.

Aufs Geratewohl seien einige Eierchen der Menge entnommen, in einem Wassertropfen auf eine dünne, glatte Glasscheibe (Objektträger) gebracht und dann mit einem feinen Glasplättchen (Deckgläschen) bedeckt. So setzt man sie unter das Mikroskop und kann sie nun in aller Muße auch mit starken Vergrößerungen betrachten. Sie sehen nicht völlig gleich aus. Alle erscheinen zwar als schimmernde Kugeln, aber ihr Inneres läßt einen auffallenden Unterschied erkennen. Er betrifft den Kern. Bei den einen stellt er sich als ein helles sehr umfangreiches Bläschen dar, in dem ein dunklerer, kreisrunder Fleck zu sehen ist. Andere Eier dagegen besitzen einen nur kleinen Kern, der auch weniger hervortritt und ganz homogen erscheint. Jenes sind Oocyten, also Eier, die noch nicht durch den Reifungsprozeß hindurchgegangen sind, dieses dagegen sind reife, befruchtungsfähige Eier (Fig. 5 *a* u. *b*). Seeigeleier machen mithin ihre Reifung im Ovarium und vor der Befruchtung durch. Noch eines fällt an diesen Eiern auf: sie scheinen völlig nackt zu sein. Nur wenn man das Licht im Mikroskop stark abblendet, gewahrt man eine feine Gallertschicht, die jedes Ei umgibt. Aber

keinerlei feste Hülle, weder Schale noch Haut umgibt und schützt sie. So schweben sie still im Wasser, ganz passiv erscheinend, und doch leben sie und bergen eine staunenswerte Fülle von Kräften.

Wenn man nun in der gleichen Weise, wie es eben für ein weibliches Tier beschrieben wurde, einen männlichen Seeigel seiner Hoden beraubt und sich deren Elemente unter dem Mikroskop betrachtet, so wird man erstaunt sein über das ganz andere Bild, das sich darbietet. Mit größter Vorsicht werde der Versuch gemacht, so wenig Spermatozoen wie möglich auf den Objektträger zu bringen. Ein feines Glasstäbchen etwa sei

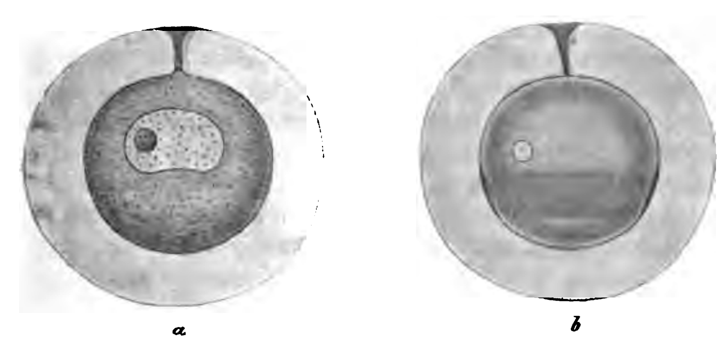


Fig. 5. *a* unreifes Seeigelei mit großem Kern und in ihm dem „Keimfleck“; *b* reifes Seeigelei mit kleinem Kern. — Die Pünktchen in *a* deuten Pigmentkörnchen an, die sich in *b* zu einem die untere Eihälfte umziehenden Bande zusammengeschlossen haben. (Nach Th. Boveri)

nur eben mit der milchigen Samenmasse in leiseste Berührung gekommen und dann in einen Wassertropfen eingetaucht worden. Dennoch wird man in dem Präparat einen dichten Schwarm von Samenzellen vorfinden, der wie eine Wolke im Wasser hängt. Bei schärferem Zusehen zeigt sich, daß sich die Form der Wolke fort und fort verändert; ein ruheloses Flimmern, ein Auseinanderfließen in immer größere Breite und damit verbunden ein Heller- und Lichterwerden ist zu bemerken: kein Zweifel, das Wölkchen besteht aus zahllosen winzigen, hin und her zitternden Elementen. Es sind Spermatozoen. Bei stärkerer Vergrößerung treten die Elemente einzeln deutlich hervor.

Köpfchen und Schwanzfaden werden sichtbar, und man gewahrt, wie das Spermatozoon durch die unablässig schlängelnde Bewegung der Geißel durch das Wasser dahingetrieben wird. Betrachtet man die Samenzellen lange genug, so gewahrt man, wie nach einiger Zeit die Bewegungen des Schwanzfädchens langsamer und unregelmäßiger werden; die Kräfte beginnen nachzulassen, dann schwinden sie ganz, die Samenzelle ist nicht mehr imstande, sich fortzubewegen, binnen kurzem stirbt sie ab.

Die Zeugungsstoffe seien nun zusammengebracht. An den Rand des Wassertröpfchens, in dem einige Eier schwimmen, werde ein winzig bißchen Samenflüssigkeit zugesetzt. Was geschieht? Die Spermatozoen stieben auseinander und wälzen sich durch das Wasser hin. Binnen kurzem müssen einige die zunächst liegenden Eier erreicht haben. In der Tat, da stoßen die vordersten Schwimmer an eines an; aber vergeblich mühen sie sich, einzudringen, ein Widerstand scheint ihnen entgegenzustehen, den zu überwinden sie nicht die Kraft haben: es ist ein unreifes Ei, kenntlich an dem großen hellen Kernbläschen, um das sie sich mühen; unreife Seeigeleier aber lassen sich nicht befruchten. Dort liegt ein anderes, ein reifes Ei. Eine ganze Anzahl zappelnder Samentierchen schwimmt darauf zu; es scheint, als ob sie alle gleichzeitig bei ihm ankommen würden. Aber wie gering auch der Vorsprung sei, den eines vor den übrigen hat, er ist doch von Bedeutung. Denn das Spermatozoon allein, das zuerst die Oberfläche des Eies berührt, erreicht sein Ziel. Das Ei wölbt ihm einen kleinen Hügel entgegen, der seinen Kopf umfließt: damit ist es in dessen Inneres aufgenommen (vgl. Tafel III Fig. *a*). Allen anderen Spermatozoen ist der Eintritt verwehrt. Denn fast plötzlich scheidet das Ei an seiner ganzen Oberfläche eine feste Haut aus, die für die Samentierchen undurchdringlich ist. Vergeblich mühen sie sich ab, sie zu durchbohren.

Seeigeleier sind nackt; jede Stelle ihrer Oberfläche ist daher gleich geeignet, die Samenzelle aufzunehmen. Aber viele andere Tiere produzieren Eier mit Hüllen oder Schalen. Wie gelangt das winzige Spermatozoon durch solche oft sehr derbe

Membranen hindurch ins Innere des Eies? Hier darf man zunächst nicht an die Schale der Vogeleier denken: sie wird erst nach eingetretener Befruchtung hervorgebracht und bildet daher kein Hindernis. Solche Eier aber, die mit Hüllen umgeben sind, bevor sie befruchtet werden, besitzen eine besondere Einrichtung, die es erlaubt, daß die Vereinigung der beiden Zellen ohne Schwierigkeit vor sich geht. An einer bestimmten Stelle ist nämlich die Hülle von einem feinen Kanälchen durchsetzt, das man als Mikropyle (Türchen) bezeichnet. Dieser Kanal muß passiert werden, womit freilich die Wahrscheinlichkeit, daß die Samenzellen den Weg ins Ei auch wirklich finden, erheblich verringert wird. In solchen Fällen erleichtern aber häufig andere Einrichtungen die Vereinigung der Geschlechtszellen. Es sei nur daran erinnert, daß ja die Befruchtung vielfach im Innern des weiblichen Körpers stattfindet; dann ist die Wahrscheinlichkeit, daß Spermatozoen das Ei erreichen, ungleich größer als z. B. beim Seeigel. Denn diese Tiere entlassen ihre Zeugungsstoffe einfach ins Wasser, und es ist ganz und gar dem Zufall überlassen, ob Ei- und Samenzellen aufeinandertreffen. Wenn man das bedenkt, wird man verstehen, warum solche Tiere ihre Geschlechtsprodukte in so außerordentlicher Zahl hervorbringen, warum auch die Eier ihre Angriffsfläche für das Eindringen von Spermatozoen so groß wie möglich machen: Der Trieb zur Erhaltung der Art kommt in dem allen zum Ausdruck.

Fahren wir in der Beschreibung des Befruchtungsvorgangs fort. Ein Teil des Spermatozoons, das ins Ei eingedrungen ist, bleibt von der Vereinigung ausgeschlossen: der Schwanzfaden. Er hat seinen Zweck erfüllt, indem er durch seine Bewegung das Zusammentreffen der beiden Geschlechtszellen herbeigeführt hat. Wie aber verhält sich der Kopf der Samenzelle im Protoplasma des Eies? Zunächst ist er den Blicken des Beschauers für einige Minuten gänzlich entschwunden. Dann lassen feine Veränderungen in der Struktur des Eies erkennen, daß sich etwas in seinem Innern vorbereitet. Hart unter der Stelle, wo die Samenzelle eingedrungen ist, erscheint ein kleiner

heller Fleck, den eine zunächst noch zarte, dann aber intensiver hervortretende Strahlung umgibt. Sie kommt dadurch zustande, daß sich die Dotterkörnchen des Eies radiär auf den Spermakopf als Mittelpunkt anordnen. Dieser selbst wächst erheblich, so daß er bald als ein kleines Bläschen hervortritt. Man bezeichnet ihn nun im Unterschiede zu dem Eikern als Spermakern (vgl. Tafel III Fig. *b*). Mit der sich immer mächtiger entfaltenden Strahlensonne rückt er nun gegen den Mittelpunkt des Eies hin. Je nach der ursprünglichen Lage des Eikerns erfolgt früher oder später ein Zusammentreffen beider: sie berühren sich, legen sich aneinander und verschmelzen vollkommen.*) Von jetzt ab ist nur noch ein Kern vorhanden, Furchungskern genannt: aus Ei und Spermatozoon ist eine einzige Zelle geworden, das befruchtete Ei. Was nun folgt, unterscheidet sich in nichts von dem, was sich an einer in Teilung begriffenen Zelle abspielt. Die Strahlensonne wird dizentrisch, ihre Tochtersonnen rücken auseinander und nehmen den Furchungskern in ihre Mitte. Dieser selbst verliert seine scharfe Umgrenzung, er wird undeutlich und löst sich auf. An seiner Stelle entsteht die früher beschriebene spindelförmige Figur. Das Ei streckt sich in der Richtung der Spindelachse ein wenig in die Länge, schnürt sich ein und teilt sich in zwei Tochterzellen, in deren jeder ein Kern auftaucht (vgl. Tafel III Fig. *e*—*h*). Mit der ersten Teilung des befruchteten Eies hat die Entwicklung des werdenden Organismus begonnen. Sie stellt sich dar als eine durch fortgesetzte Zweiteilung bewirkte Zellvermehrung, die aber nach solchen Regeln vor sich geht, daß die Produkte der Zellteilungen durch fortschreitende qualitative Differenzierung und durch bestimmte Lageverhältnisse in jedem Stadium der Entwicklung gegenüber dem eben verlassenen einen geordneten Komplex höherer Einheit repräsentieren, bis schließlich der ausge-

*) Es sei schon hier vorläufig darauf hingewiesen, daß nicht in allen Fällen eine wirkliche Verschmelzung der Kerne eintritt. Es wird sich zeigen, daß hierin nichts Prinzipielles zu sehen ist. Das Schema der Tafel III weist die Kernverschmelzung nicht auf.

bildete Zustand der Weiterentwicklung ein Ziel setzt. Es ist hier aber nicht beabsichtigt, eine Schilderung der Embryonalentwicklung zu versuchen. Es muß genügen, darauf hingewiesen zu haben, daß sie stets der Befruchtung unmittelbar folgt.

Als ein Moment von Bedeutung war die Verschmelzung von Ei- und Spermakern hervorgehoben worden: in ihr drückte sich das Einswerden der beiden Geschlechtszellen zu einer Größe höherer Ordnung, der des befruchteten Eies, am vollkommensten aus. Beim Seeigel findet der Vorgang in der Tat so statt, daß der kleine Spermakern von dem weit umfangreicheren Eikern aufgenommen wird, so daß nur noch ein Kern vorhanden ist. In vielen andern Fällen aber bleiben beide Geschlechtskerne dauernd getrennt. Sie liegen, an Größe gleich, dicht beisammen, ohne ineinander überzugehen; so ist es z. B. beim Pferdespulwurm (vgl. Tafel III Fig. *d* und *e*). Ein prinzipieller Unterschied zwischen beiden Verhaltungsweisen ist jedoch nicht vorhanden. Das wird alsbald deutlich, wenn man die Vorgänge genauer ins Auge faßt, die sich an den Kernen des befruchteten Eies weiterhin abspielen. Während aber, was bisher beschrieben wurde, im Leben beobachtet werden konnte, muß nun wieder die Schnitt- und Färbemethode zu Hilfe genommen werden. Der folgenden Beschreibung seien die Verhältnisse, wie sie im befruchteten Ei des Pferdespulwurmes vorkommen, zugrunde gelegt, weil hier eine geringe Chromosomenzahl die Übersicht erleichtert. Für den Pferdespulwurm sind vier Chromosomen charakteristisch; sein Ei und sein Spermatozoon müssen also im Zustand der Reife je die Hälfte dieser Zahl aufweisen. So ist es in der Tat. Der Spermakern sowohl wie der Eikern, die anfänglich durch ihr verschiedenes Aussehen voneinander kenntlich waren (vgl. Tafel III Fig. *b* und *c*), wandeln sich allmählich so um, daß sie fast gleich erscheinen. Jeder von ihnen birgt in seinem Innern zwei chromatische Elemente. Wenn sich nun die Membranen beider Kerne auflösen und sich die Spindelfigur gebildet hat, treten die beiden Chromosomenpaare in die Äquatorialebene der Spindel ein. Hier lassen sie sich durchaus nicht mehr vonein-

ander unterscheiden, sie sind in Größe und Form völlig gleich (vgl. Tafel III Fig. *f*). Jetzt vollzieht sich die Längsspaltung der Chromosomen; es entstehen die beiden Tochterplatten, sie rücken auseinander, um jede von ihnen bildet sich ein Kern, so daß jede der beiden entstandenen Tochterzellen von jedem der beiden Chromosomenpaare immer eine Spalthälfte erhält (vgl. Tafel III Fig. *g* und *h*).

Diese Geschichte des Chromatins ist bemerkenswert. Einmal nämlich wird auf die eben beschriebene Weise die typische Chromosomenzahl wiederhergestellt. Beide Geschlechtskerne besaßen je zwei chromatische Elemente; indem diese gemeinsam in die erste Furchungsspindel eingehen, wird wieder die für den Pferdespulwurm charakterische Zahl vier erreicht. Und diese Zahl geht bei den folgenden Teilungen von dem befruchteten Ei auf alle Zellen des sich entwickelnden Organismus über, bis dann in den Geschlechtszellen des reifen Tieres die beschriebene Reduktion aufs neue eintritt. Ein zweites Moment aber ist nicht minder bedeutungsvoll: es betrifft die Herkunft der Chromosomen des sich entwickelnden Organismus. Jeder der Vorkerne steuert zwei chromatische Elemente bei. So stammen denn zwei derselben von dem väterlichen (Spermatozoon) und zwei von dem mütterlichen Tier (Ei) ab. Die beiden bei der Entstehung des neuen Organismus beteiligten Individuen tragen also die gleiche Zahl von Chromosomen und, da diese untereinander gleich erscheinen, wohl auch die gleiche Menge chromatischer Substanz zum Aufbau des entstehenden Individuums bei. Denn die Kombination der Chromosomen, die in der ersten Furchungsspindel des befruchteten Eies vorhanden ist, geht von diesem zunächst auf seine Tochterzellen und von diesen auf sämtliche Zellen über, die durch Teilung aus ihnen hervorgehen. So steht denn diese Tatsache fest: jede Zelle eines geschlechtlich, d. h. durch die Vereinigung einer Ei- und einer Spermazelle erzeugten Organismus enthält väterliches und mütterliches Chromatin zu gleichen Teilen. Aus dieser Addierung der gleichen Zahl väterlicher und mütterlicher Chromosomen erklärt sich auch die Erscheinung, auf die schon aufmerksam gemacht wurde, daß

die für eine Art typische Chromosomenzahl stets durch zwei teilbar ist.

Aus der Fülle der Einzelerscheinungen, die den Vorgang der Befruchtung ausmachen, heben sich zwei besonders markant hervor. Mit dem Spermatozoon erscheint im Ei jene Strahlenfigur, die bei der Zellteilung eine so bedeutende Rolle spielt und die als der Teilungsapparat par excellence anzusehen ist. Kaum wird das eingedrungene Spermatozoonköpfchen wieder sichtbar, so umgibt es sich mit jener, zunächst allerdings noch wenig ausgeprägten Aureole, die sich aber mit der Zeit immer mächtiger entfaltet, bis sie zuletzt zwei prachtvolle Sonnen darstellt, die miteinander durch die Spindel verbunden sind (vgl. Tafel III Fig. *b* und *c*). Ohne Zweifel ist diese Erscheinung eine Wirkung, die von der Samenzelle ausgeht. Sie läßt sich noch genauer lokalisieren: das Mittelstück, das sich zwischen Kopf und Schwanzfaden einschiebt, ist es, auf das sich die Strahlung zentriert. Wie bereits angedeutet, enthält dieser Teil der Samenzelle ein kleines Körnchen und es ist wahrscheinlich, daß in ihm die auslösende Ursache zu der Strahlenfigur vorhanden ist. Dieses Körnchen bezeichnet man als Zentrosoma und sieht in ihm das Zellteilungsorgan. So würde denn das Spermatozoon, indem es ins Ei eindringt, diesem das Zentrosoma, mit anderen Worten das Organ für die Teilung der Zelle zuführen, und wir sahen ja, daß sich als unmittelbare Konsequenz der Befruchtung die Entwicklung einstellte; diese aber ist nichts anderes als eine nach bestimmten Regeln verlaufende Folge von Zellteilungen. — Aber noch eine Erscheinung des Befruchtungsvorgangs hinterläßt einen nachhaltigeren Eindruck. Deutete sich in dem soeben berührten Moment eine Verschiedenartigkeit der Bestimmung beider Geschlechtszellen an, so zeigen sie auf der andern Seite hinwiederum eine starke Gemeinsamkeit. Sie betrifft ihre Kerne. Denn beide, sowohl der des Eies wie auch der des Spermatozoons, verhalten sich in bezug auf die chromatische Substanz völlig gleich. Jeder von ihnen steuert dem werdenden Organismus die gleiche Anzahl untereinander gleichgestalteter Chro-

mosomen bei. So wird die für die Art typische Zahl chromatischer Elemente wiederhergestellt. Nun erhellt auch, warum die Befruchtung erst vollzogen werden kann, wenn die Reifung der Geschlechtszellen durchgeführt ist. Würde die Vereinigung von Ei- und Spermakern vor vollzogener Reife stattfinden, so müßte die Chromosomenzahl des befruchteten Eies die Normalzahl übersteigen. Es würde also, da es sich ja nur um die Unreife des Eies handeln könnte*), das gleichmäßige Zusammenwirken der Eltern insofern gestört werden, als dann der mütterliche Organismus notwendigerweise mehr Chromosomen liefern würde wie der väterliche. Offenbar aber liegt gerade darin ein Moment von hoher Bedeutung, daß Vater sowohl wie Mutter genau dieselbe Menge chromatischer Substanz für den sich bildenden Organismus liefern. Auf diesen Punkt, der von größter Wichtigkeit ist, wird noch einzugehen sein, wenn von der Bedeutung des Befruchtungsvorgangs gehandelt wird. Vorläufig möge die Heraushebung der Tatsache selbst genügen.

Dagegen wird es sich empfehlen, das zuerst genannte Moment gleich hier näher ins Auge zu fassen. Was bedeutet, so wird man fragen, die Differenzierung der Geschlechtszellen, die dazu geführt hat, daß die Eizelle nur noch mit Hilfe des Spermatozoons in die Entwicklung einzutreten vermag? Liegt etwa darin das Fundamentale des Vorgangs, daß durch das Zusammenwirken der beiden Geschlechtszellen die Fortpflanzung erst ermöglicht wird? Ist das Eindringen des Spermatozoons ins Ei als das Moment zu betrachten, durch das Entwicklung ausgelöst wird? Mit anderen Worten: sind Fortpflanzung und Befruchtung untrennbar miteinander verbunden, so daß diese als die notwendige Voraussetzung jener sich darstellte? Um auf die Frage eine klare Antwort geben zu können, ist es rätlich, den Befruchtungsvorgang bei den niedersten, einfachsten Organismen kennen zu lernen.

*) Unreife Spermatozoen gibt es ja nicht, weil die Gestaltung zum Spermatozoon erst vor sich geht, wenn der Reduktionsvorgang schon vollendet ist.

3. Die Konjugation der Protisten.

Auch die einzelligen Wesen haben eine Befruchtung. Der Vorgang, um den es sich handelt, ist schon seit langem bekannt; aber bis vor kurzem versuchte man ihn in anderer, unrichtiger Weise zu deuten. Weil man wußte, daß sich einzellige Organismen durch einfache Zweiteilung fortpflanzen, so schien es, als ob eine Befruchtung, die den Anstoß zur Entwicklung eines neuen Individuums geben sollte, überflüssig sei. Daher man denn fast notwendigerweise auf Abwege geriet, als man Vorgänge erklären sollte, die eine unverkennbare Ähnlichkeit mit denen aufwiesen, die bei den vielzelligen Tieren (Metazoa) die individuelle Entwicklung (Ontogenesis) einleiteten. Es ist hauptsächlich Richard Hertwig zu danken, daß die Forschung schließlich zur Erkenntnis des Zusammenhangs kam, der zwischen dem Befruchtungsvorgang der Metazoen und der Konjugation der Protozoen besteht. Zunächst sei diese selbst beschrieben: Dabei soll der Hergang, wie er sich bei Paramaecium abspielt, zugrunde gelegt werden. Paramaecium gehört zu den Wimperinfusorien (Ciliata), die dadurch ausgezeichnet sind, daß sie von einer großen Menge feiner Fortsätze (Wimpern oder Cilien) bedeckt sind, die ununterbrochen hin und her schwingen; mit ihrer Hilfe bewegen sich die freilebenden Tiere fort, den festsitzenden dienen sie zum Herbeistrudeln der Nahrungsteilchen. Paramaecium kommt in mehreren Formen sehr häufig vor; es war daher stets ein bevorzugtes Objekt für diese Untersuchungen.

Wir beobachten eine Anzahl dieser Tiere, die wir in einem Tropfen Wasser, das gegen Verdunsten geschützt ist, unter dem Mikroskop haben. Sie bewegen sich lebhaft, fortwährend schlagen die Wimpern hin und her, so daß es aussieht, als ob ununterbrochen kleine Wellen über den Körper der Tiere hinliefen; dementsprechend schwimmen die Paramäzien ohne Unterbrechung im Wasser umher. Hier und dort sehen wir ein Tier in Teilung begriffen: eine quer durch die Mitte verlaufende Furche läßt erkennen, wie sie bewerkstelligt wird. Um eine Konjugation

beobachten zu können, ist es nötig zu wissen, daß sie, wie es scheint, bei vielen Protozoen nur zu bestimmten Tagesstunden stattfindet. Bei Paramaecium z. B. hat man festgestellt, daß sie ganz früh am Morgen beginnt und nach etwa zwölf Stunden vollendet ist. Sie tritt dann meist epidemisch auf, d. h. fast alle Tiere, die an demselben Orte leben, unterziehen sich ihr ungefähr gleichzeitig. Was sich äußerlich wahrnehmen läßt, ist folgendes: Immer zwei Tiere legen sich mit ihren Längsseiten, Mundöffnung auf Mundöffnung, zusammen und verwachsen an dieser Stelle miteinander, wobei sich die Mundöffnungen gänzlich zurückbilden (vgl. Tafel IV Fig. *a*). In diesem Zustand verharren sie lange Zeit, bis sie endlich wieder auseinandergehen und ihre frühere Gestalt zurückgewinnen; dann nehmen sie ihre alte Lebensweise wieder auf, schwimmen umher und pflanzen sich durch Querteilung fort. Allein diese äußerliche Betrachtung wird der Bedeutung des Vorgangs nicht gerecht. Bei genauerem Studium an Schnitten und gefärbten Präparaten enthüllt sich erst, was wesentlich an ihm ist. Zunächst zeigt sich, daß Paramaecium in seinem Innern zwei Gebilde birgt, die man Kerne nennen möchte. Und in der Tat gibt man beiden, obwohl nicht ganz mit Recht, diesen Namen. Der eine ist weit umfangreicher als der andere; man bezeichnet ihn daher als Großkern (Macronucleus). Seine Bedeutung für das, was hier interessiert, ist unerheblich; es sei daher gleich das Nötige mitgeteilt. In dem Großkern hat man wohl eine Ansammlung von Reservematerial zu erblicken. Bei der Teilung des Tieres wird er ganz passiv in zwei Hälften zerlegt, von denen je eine in die Tochtertiere übergeht. Auch bei der Konjugation spielt er keine aktive Rolle. Er zerfällt in viele kleine Stücke, die dann im weiteren Verlaufe resorbiert werden, so daß auf gewissen Konjugationsstadien überhaupt nichts mehr von einem Großkern zu sehen ist. Erst wenn die Vereinigung der Tiere gelöst ist, wird er neugebildet und zwar von dem zweiten, kleineren Kern aus. Dieser, der Kleinkern (Micronucleus), ist als der Zellkern im eigentlichen Sinne anzusehen.

Man bezeichnet Tiere, die sich in Konjugation befinden, als Gameten. In jedem derselben teilt sich der Kleinkern ganz ähnlich, wie es gelegentlich der Beschreibung der Zellteilung dargestellt worden ist. Es kommt also zur Ausbildung einer Spindel, einer mitotischen Figur, vermittels deren der Kern in zwei Tochterkerne zerlegt wird (vgl. Tafel IV Fig. *a* und *b*). Jeder der Tochterkerne teilt sich dann abermals, so daß jetzt jeder Gamet vier Kerne besitzt, die alle von dem ursprünglichen Mikronukleus herstammen (vgl. Tafel IV Fig. *c*). Aber diese vier Kerne sind nicht gleichwertig, sie haben ein ganz verschiedenes Schicksal. Drei von ihnen nämlich zerfallen und werden von dem sie umgebenden Protoplasma resorbiert. Sie werden daher Nebenkerne genannt. Nur einer überdauert: es ist jener, der am nächsten an der Stelle liegt, wo die beiden Gameten miteinander verwachsen sind. Dieser Kern teilt sich in jedem Gameten von neuem und zwar so, daß der eine Tochterkern dicht an die Verwachsungsbrücke zu liegen kommt, während sich der andere tiefer in das Innere hineinschiebt (vgl. Tafel IV Fig. *d*). Im übrigen sind keinerlei Unterschiede an ihnen zu erkennen. Das Gesamtbild auf diesem Stadium sieht jetzt so aus: beide Paramäzien liegen dicht zusammengeschmiegt, teilweise miteinander verwachsen da. In ihrem Innern sind auf jeder Seite, also links und rechts von der Verwachsungsstelle, zwei Kerne zu sehen; der eine befindet sich jedesmal tiefer im Körper drin, der andere näher an der Peripherie und zwar an der Stelle derselben, wo die beiden Individuen miteinander verwachsen sind. Diese beiden Kerne stehen sich mithin dicht gegenüber. Sie gilt es nun näher ins Auge zu fassen. Da zeigt sich denn, daß sich jeder von ihnen in Bewegung setzt und nach der Verwachsungsbrücke zustrebt. In einem bestimmten Augenblick sieht man sie dort übereinander liegen (vgl. Tafel IV Fig. *e*). Aber sie setzen ihre Wanderung fort, gleiten übereinander weg, bis jeder von ihnen in den Körper des andern Gameten völlig eingedrungen ist. Jetzt besitzt also jedes der beiden konjugierten Individuen zwei Kerne, von denen der erste ein Nachkömmling seines eigenen ursprüng-

lichen Kleinkerns ist, während der zweite von dem Kleinkern des andern Paarlings abstammt: er ist von jenem in diesen herübergewandert. Wegen dieses Verhaltens wird er als **Wanderkern** bezeichnet und von dem **stationären Kern** unterschieden, der in dem Individuum zurückbleibt, in dem er entstanden ist. Sind nun die Wanderkerne in der beschriebenen Weise ausgetauscht worden, so findet eine Annäherung zwischen ihnen und den zurückbleibenden Kernen statt. Schließlich verschmilzt je ein Wanderkern mit einem stationären Kern (vgl. Tafel IV Fig. *f*). Auf diese Art entsteht in jedem der beiden Gameten ein neuer Kern, den man als Frischkern bezeichnen kann. Wenn die Kernverschmelzung vollzogen ist, beginnen die Paarlinge sich voneinander zu lösen (vgl. Tafel IV Fig. *g*). Es ist nicht nötig, was nun noch folgt, in der bisherigen Ausführlichkeit zu schildern. Das Wesentliche des ganzen Vorgangs ist in dem Austausch von Kernsubstanz zu erblicken, der durch die Wanderkerne ermöglicht wird. Alles Weitere zielt nur darauf ab, den Kernapparat in seiner ursprünglichen Konfiguration wiederherzustellen. Der einheitliche Frischkern nämlich teilt sich zunächst und liefert damit die beiden Gebilde, die als Ausgangspunkte für den neuen Großkern und den neuen Kleinkern zu fungieren bestimmt sind (vgl. Tafel IV Fig. *g* und *h*).

Es liegt nahe, die Erscheinungen, die soeben unter dem Namen der Konjugation zusammengefaßt wurden, einzeln zu betrachten und sich die Frage vorzulegen, in welcher Weise sie etwa mit der Befruchtung bei den höheren Tieren korrespondieren. Da läßt sich denn der Konjugationsvorgang ohne Schwierigkeit in zwei Phasen zerlegen. Während der ersten finden die Kleinkernteilungen statt, deren Ergebnis die Bildung jener vier ungleichwertigen Kerne ist. Drei derselben, so sahen wir, zerfallen, nur einer bleibt bestehen. Ungezwungen bieten sich hier die Verhältnisse, wie wir sie bei der Reifung des Eies kennen gelernt haben, zum Vergleich dar. Die drei degenerierenden Derivate des Protozoenkernes entsprechen den drei Polocyten. Wie diese aus einer zweimaligen Teilung des Eies

(1. und 2. P.c.) und einer einmaligen Teilung der ersten Polocyte hervorgehen, so entstehen jene, indem sich der Mikronukleus zweimal teilt und das eine Teilungsprodukt sich einer weiteren Teilung unterwirft. Folgendes Schema wird den Vergleich erleichtern (Fig. 6).

Die erste Phase der Konjugation einzelliger Organismen entspricht mithin dem Reifungsprozeß der Geschlechtszellen höherer Tiere. Paramaecium ist in dem Augenblick, da seine drei Nebenkerne verschwinden und nur noch der eine persistierende Kern vorhanden ist, der reifen Geschlechtszelle vergleichbar. Es kann jetzt „befruchtet" werden. Freilich nicht

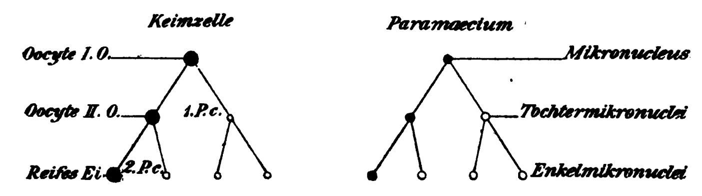


Fig. 6. Schemata der Eireifung und der ersten beiden Teilungen des Kleinkerns konjugierender Infusorien. — Nur die ausgefüllten Kreise stellen persistierende Kerne dar; alle anderen degenerieren.

unmittelbar, denn zuvor muß sein Kern sich nochmals teilen. Damit beginnt die zweite Phase der Konjugation, die mit der Vereinigung der Geschlechtszellen in Analogie zu setzen ist. Hierüber noch ein Wort.

Bei Paramaecium sind die Gameten vollkommen gleichwertig. Jedes der beiden konjugierten Tiere beginnt nach Aufhebung der Vereinigung ein neues gesondertes Dasein, es hat während der Konjugation seine Individualität nicht eingebüßt. Damit hängt es zusammen, daß der persistierende Kern eine nochmalige Teilung durchzumachen hat, deren Produkte sich als Wanderkern und stationärer Kern darstellen. Die Befruchtung, wenn wir diesen Ausdruck nun auch für Protozoen einführen wollen, ist hier eben eine wechselseitige. Jeder der beiden Gameten fungiert sowohl als weibliches

Individuum (stationärer Kern = Eikern) wie auch als männliches (Wanderkern = Spermakern). Im übrigen aber stimmt alles überein. Wie sich bei der Befruchtung der höheren Tiere die Substanzen zweier Geschlechtskerne vereinen und den Furchungskern bilden, wie von väterlicher und mütterlicher Seite die gleichen Mengen chromatischer Substanz für den Aufbau des neuen Individuums beigesteuert werden, so verschmelzen bei der Konjugation der Infusorien zwei an Substanzmenge gleiche, von verschiedenen Tieren herstammende Kerne zu einem neuen Gebilde, das den Ausgangspunkt für alle Kerne bildet, die aus den im weiteren folgenden Teilungen hervorgehen. Ja hier leuchtet die quantitative Gleichheit der sich vereinigenden Elemente noch unmittelbarer hervor: sind doch Wanderkern und stationärer Kern aus derselben Mitose desselben Kernes hervorgegangene Geschwisterkerne. Die zweite Phase der Konjugation, wie sie für Paramaecium beschrieben wurde, ist mithin als ein dem Befruchtungsvorgang der höheren Tiere insoweit analoges Geschehen zu betrachten, als es in beiden Fällen zur Vereinigung zweier gleicher, von verschiedenen Individuen herstammenden Mengen von Kernsubstanz kommt.

Als einziger, überhaupt in Betracht kommender Unterschied zwischen den beiden verglichenen Erscheinungsreihen bleibt der bestehen, auf den schon aufmerksam gemacht worden ist: die beiden Gameten der Konjugation sind einander völlig gleich und befruchten sich gegenseitig. Aber selbst dieser Punkt ist nicht von wesentlicher Bedeutung. Man kann eine ganze Reihe von Übergängen beobachten, die allmählich von der Konjugation, wie sie Paramaecium und anderen Infusorien eignet, zu der Metazoenbefruchtung führen. Es ist insbesondere die Gruppe der Volvoziden, die solche Zwischenstufen darbietet. Die Volvoziden gehören zu den Geißelinfusorien (Flagellata); jedes Individuum besitzt zwei lange Geißelfäden, die zur Fortbewegung und zur Herbeiführung der Nahrung dienen. Sehr häufig leben diese Organismen in einem Verband, den man als Kolonie bezeichnet. Solche Kolonien bewegen sich mittels

der Geißelfäden im Wasser schwimmend fort. Die Fortpflanzung geht im allgemeinen so vor sich, daß sich jedes Individuum innerhalb der Kolonie so lange teilt, bis es die für eine Kolonie typische Zahl erreicht hat; dann lösen sich die so entstandenen Tochterkolonien voneinander los und führen jede für sich ihr Dasein weiter. Untereinander werden die Individuen durch eine meist gallertartige Hülle zusammengehalten. Ganz wie bei Paramaecium werden nun aber diese Teilungen von Zeit zu Zeit durch eine Konjugationsperiode unterbrochen. Diese verläuft bei Pandorina morum folgendermaßen: Die Kolonie besteht meist aus 16 Individuen. Jedes derselben teilt sich innerhalb der Kolonie in 8 Zellen. Alle auf diese Art entstandenen 128 Gameten verlassen die gemeinsame Hülle und schwärmen davon. Je zwei aber legen sich aneinander, verschmelzen und lassen nach einer längeren Ruhepause durch sukzessive Teilungen neue ungeschlechtliche Kolonien von 16 Zellen aus sich hervorgehen. Hier also findet keine wechselseitige Befruchtung mehr statt; die beiden Gameten, die als zwei einander völlig gleiche Zellen ins Leben traten, vereinigen sich zu einem Individuum, das der Ausgangspunkt für eine neue Kolonie wird. Einen weiteren Schritt der Metazoenbefruchtung entgegen tut Eudorina elegans. Sie ist aus meist 32 Individuen aufgebaut und erzeugt gleichfalls von Zeit zu Zeit geschlechtliche Kolonien, während ihre Fortpflanzung für gewöhnlich ungeschlechtlich vor sich geht. Aber die geschlechtlichen Kolonien sind nicht mehr, wie es bei Pandorina war, alle von gleicher Art. Vielmehr lassen sich deutlich „männliche" von „weiblichen" unterscheiden. Diese sind dadurch ausgezeichnet, daß ihre einzelnen Individuen etwas größer sind als die gewöhnlichen. Die männlichen Kolonien weisen zunächst überhaupt keine Verschiedenheit von den ungeschlechtlichen auf. Ihre Individuen teilen sich wiederholt und es sieht so aus, als ob jedes von ihnen eine Tochterkolonie bilden würde. Sie verlassen auch die Mutterkolonie, indem sie zunächst noch untereinander verbunden bleiben. Aber sie wachsen nicht heran, sondern bleiben so klein, wie sie aus den wiederholten

Teilungen hervorgegangen waren. Wenn nun eine solche Schar von Mikrogameten auf eine weibliche Kolonie trifft, so lösen sie sich voneinander los und jeder sucht alsbald durch die Gallerthülle, von der jene umgeben ist, hindurchzudringen und sich mit einer ihrer Zellen, die man als Makrogameten bezeichnet, zu vereinigen. Gelingt es, so verschmilzt je ein kleines männliches Individuum (Mikrogamet) mit einem weit größeren weiblichen (Makrogamet) zu einem Organismus, aus dem dann später durch Teilung eine neue, ungeschlechtliche Kolonie hervorgeht. Hier ist also nicht nur dauernde Vereinigung der beiden Gameten, sondern auch eine geschlechtliche Differenzierung erreicht. Denn man darf wohl unbedenklich die Gleichungen vollziehen: Mikrogamet = Spermatozoon und Makrogamet = Eizelle. Nur in einem Punkt noch bleibt, was die Befruchtung anlangt, Eudorina hinter den Metazoen zurück. Ihre Kolonien sind entweder ungeschlechtlich oder geschlechtlich. Mit anderen Worten: die Zellen, aus denen sie sich zusammensetzen, sind unter allen Umständen untereinander gleich; sie sind entweder alle ungeschlechtlich oder sie sind alle weiblich oder alle männlich. Das hat sich bei einer anderen Art kolonialer Flagellaten geändert. Die Individuenzahl bei Volvox globator ist erheblich größer, als sie bei den bisher betrachteten Kolonien war: sie wird auf zehntausend angegeben. Alle diese Individuen liegen in einer Schicht nebeneinander und bilden eine Kugel, die sich rollend durch das Wasser bewegt. Der Durchmesser einer erwachsenen Kolonie beträgt nicht ganz einen Millimeter. Von den Individuen nun, aus denen sich ein Volvox aufbaut, entbehren die allermeisten der Fähigkeit sich fortzupflanzen, sie sind unfruchtbar. Nur wenige vermögen neue Kolonien aus sich entstehen zu lassen. Diese Fortpflanzungsindividuen sind durch besondere Größe ausgezeichnet. Gewöhnlich vermehren sie sich auf ungeschlechtliche Art: sie teilen sich wiederholt, während sie noch im Kolonieverband stehen und verlassen dann als Tochterkolonie die gemeinsame Hülle. Seltener pflanzt sich Volvox auf geschlechtlichem Wege fort. Dann entwickeln sich innerhalb derselben Kolonie Mikro-

gameten und Makrogameten, und zwar jene früher als diese. Dabei geht es so zu: Etwa fünf Haufen von Mikrogameten, von denen jeder 5 bis 6 Tausendstel Millimeter lang ist und zwei Geißelfäden besitzt, werden produziert; jeder Haufen besteht aus oft weit über 100 einzelnen Zellen; er löst sich dann auf und die nun selbständig gewordenen Individuen schwimmen ins Wasser hinaus. Daneben besitzt eine geschlechtliche Volvoxkolonie etwa 30 Zellen, die keine Geißeln tragen. Sie erreichen wohl die achtfache Größe der Mikrogameten und sind als weibliche Individuen zu betrachten (Makrogameten). Vereinigen sich nun zwei Geschlechtszellen miteinander, gelingt es also einem Mikrogameten in einen Makrogameten einzudringen, so geben sie einer neuen Kolonie die Entstehung, indem sich die aus der Verschmelzung der beiden Individuen hervorgegangene Zelle nach Absterben der Mutterkolonie wiederholt teilt und zur Tochterkolonie heranwächst. So bietet Volvox globator in der Tat den unmittelbaren Übergang zu den Befruchtungsverhältnissen der Metazoen dar. Nicht nur verschmelzen die beiden Geschlechtszellen vollkommen, nicht nur sind sie durch ihre Größe, Gestalt und Bewegungsfähigkeit deutlich gegeneinander abgegrenzt, hier zum erstenmal treten sie als besondere Zellen auf, die von ihren im gleichen Verbande stehenden Genossen spezifisch verschieden sind. Es ist eine Teilung der Aufgaben eingetreten, indem die große Mehrzahl der kolonialen Individuen nur noch für die Ernährung der wenigen zu sorgen hat, denen die Fortpflanzung der Art obliegt. Haben jene ihre Aufgabe erfüllt, so gehen sie zugrunde; diese aber lassen auf die eine oder die andere Art neue Kolonien aus sich entstehen. Somatische oder Körperzellen und propagatorische oder Geschlechtszellen, wie sie bei allen vielzelligen Wesen vorkommen, treten uns hier zum erstenmal entgegen.

Blicken wir nun von hier aus noch einmal auf die Paramäziumkonjugation zurück, so ergibt sich, daß sie keineswegs den Anspruch erheben kann, in irgendeinem Punkt prinzipielle Verschiedenheit von der Metazoenbefruchtung aufzuweisen. Wer

etwa noch an der Wechselseitigkeit der Befruchtung bei konjugierenden Infusorien Anstoß nehmen wollte, der kann durch folgende Erwägung leicht auch darüber hinauskommen: Man stelle sich vor, die beiden Paramäzien blieben getrennt, ihre beiden Kerne aber machten alle die beschriebenen Veränderungen durch bis zu dem Stadium des persistierenden Enkelderivats des Mikronukleus. Es muß nun zu der Teilung kommen, aus der wandernder und stationärer Kern hervorgehen. Denken wir uns, diese Teilung, die in Wirklichkeit nur eine Kernteilung ist, erstrecke sich auch auf den Zellkörper, so würde sich jedes der beiden Paramäzien in zwei Stücke teilen, von denen das eine den Wanderkern, das andere den stationären Kern enthielte. Nun möge jedes der Wanderkernstücke sich an je ein fremdes, mit stationärem Kern ausgerüstetes Stück anlegen und mit diesem verschmelzen. Wir hätten dann die Verhältnisse, wie sie bei Pandorina wirklich geworden sind. Der Effekt aber würde genau der gleiche sein wie bei der wechselseitigen Befruchtung der Konjugation: es würden zwei Paramäzien befruchtet werden, indem ja die beiden getrennt gebliebenen Tiere vier kernhaltige Stücke geliefert hätten, von denen immer zwei sich zu einem neuen Individuum vereinigt hätten. Wir dürfen die Konjugation mithin in der Weise auffassen, daß sie einen den besonderen Verhältnissen der Wimperinfusorien entgegenkommenden vereinfachten Modus der Befruchtung darstellt. Denn offenbar wird auf diese Art insofern eine Vereinfachung erreicht, als eben die letzte Zellteilung, die der Teilung des Kerns in wandernden und stationären Kern entsprechen würde, gespart wird, ohne daß dadurch das Resultat des ganzen Vorgangs verändert würde.

4. Befruchtung und Fortpflanzung.

Aus der Erkenntnis, daß Konjugation und Befruchtung nichts prinzipiell Verschiedenes sind, ergeben sich nun aber wichtige Aufschlüsse über das Wesen des zuletzt genannten Vorgangs. Bei allen höheren Organismen hat sich ein geschlechtlicher

Gegensatz ausgebildet, der sich in der Verschiedenheit der Genitalzellen dokumentiert. Diese haben im Laufe der Entwicklung die Form der Eizelle und des Spermatozoons angenommen. Wir haben uns gewöhnt, das Ei als das weibliche, die Samenzelle aber als das männliche Element anzusehen. Es ist aber gut und für die richtige Beurteilung aller dieser Verhältnisse notwendig, zu wissen, daß die mit solchen Ausdrücken gekennzeichneten Unterschiede sekundärer Natur sind. Was zunächst die differente Form der Geschlechtszellen betrifft, so ist sie, wie wir gesehen haben, durchaus nicht fundamental. Die niedrigsten Organismen entbehren ihrer vollkommen und doch findet bei ihnen derselbe geschlechtliche Vorgang der Befruchtung statt wie bei den höheren Tieren. Die beiden Paramäzien, die sich wechselseitig befruchten, die beiden Pandorinagameten, die in der Befruchtung miteinander verschmelzen, sind untereinander völlig gleichgestaltet, von einem geschlechtlichen Gegensatz der sich vereinigenden Zellen ist bei ihnen keine Rede. Erst ganz allmählich bildet er sich in der aufsteigenden Organismenreihe heraus und wird immer ausgesprochener, bis er so massive Formen erreicht wie etwa bei den Vögeln. So beweist denn eben die Konjugation der einzelligen Organismen, daß der geschlechtliche Gegensatz der höheren Tiere als grundlegend nicht betrachtet werden kann.

Man mag noch einen Schritt vorwärts tun. Wie steht es mit der Bezeichnung der Geschlechtszellen als männlich und weiblich? Mit welchem Recht heißt das Ei die weibliche und das Spermatozoon die männliche Genitalzelle? Bei Paramaecium würden diese Namen offenbar ganz deplaziert erscheinen. Welcher der beiden Paarlinge könnte wohl als weiblich, welcher als männlich bezeichnet werden? Bei Pandorina steht es nicht anders. Aber liegt ein Grund vor, die Geschlechtszellen von Eudorina oder von Volvox mit jenen Namen zu belegen? Warum soll man gerade die Mikrogameten als männliche Elemente betrachten? Nehmen wir nun ein höheres Tier, etwa die Weinbergschnecke. Jedes Individuum erzeugt sowohl Eier

wie Spermatozoen, ist also hermaphrodit. Was bedeutet bei ihr männlich und weiblich? Und weiter: Der Hering läßt seine Eier ins Wasser hinausströmen, ein zweiter schwimmt über den Laich hinweg und entleert dabei seinen Samen; die Befruchtung, also die Vereinigung zweier Geschlechtszellen, findet im Wasser statt ohne ein Zutun der Tiere. Warum heißt der Hering, der die Eier von sich gab, Weibchen, der andere Männchen? Warum wiederum sind die Eier weibliche, die Spermatozoen männliche Geschlechtszellen? An und für sich, darüber kann kein Zweifel herrschen, sind diese Bezeichnungen nichtssagend: die Zellen besitzen kein Geschlecht. Sie haben aber ihre Berechtigung insofern, als man die Namen, die bei den höheren Organismen sinnvoll waren, auf die analogen Verhältnisse der niederen Organismen übertrug. Bei den höheren Organismen gibt sich der Unterschied der Geschlechter schon äußerlich durch bestimmte Charaktere kund; insbesondere ist das beim Menschen der Fall. Nach ihm bezeichnete man die Geschlechter der Tiere, die sich in ähnlicher Weise voneinander unterscheiden ließen. Da es sich nun fand, daß Weibchen Eier produzieren, Männchen aber Spermatozoen, so benannte man danach auch die Geschlechter solcher Tiere, die keinerlei äußere Geschlechtscharaktere aufwiesen. Von hier ist nur noch ein kleiner Schritt bis zur Anwendung dieser Worte auf die Zeugungsstoffe selber. Weil eben Eier stets von Weibchen, Spermatozoen von Männchen hervorgebracht werden, so belegte man sie mit den entsprechenden Namen. Es ist aber zu beachten, daß damit nichts weiter gesagt ist, als daß das Ei von einem weiblichen, das Spermatozoon von einem männlichen Wesen hervorgebracht ist. Über das Geschlecht der betreffenden Zelle oder des aus ihr hervorgehenden Individuums sollen jene Ausdrücke keinerlei Andeutung geben.

Das erste Ergebnis aus der Betrachtung der Beziehung von Konjugation und Befruchtung läßt sich folgendermaßen formulieren: Der Unterschied zwischen den Geschlechtszellen, wie er sich bei allen höheren Organismen unter der Form des Eies

und des Spermatozoons darstellt, ist nicht prinzipieller Natur; man kann ihn als sekundär betrachten. Der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Individuen ist natürlich noch weniger grundlegend: er wäre als tertiär zu bezeichnen. Ihre Erklärung finden diese Einrichtungen aus dem Prinzip der spezialisierten Arbeit, wie das an anderer Stelle schon ausgeführt worden ist.

Aber noch ein wichtiges Resultat läßt sich aus dem Vergleich der Befruchtung mit den Konjugationsvorgängen ableiten. Es hat sich gezeigt, daß die Konjugation der Infusorien keinen Zusammenhang mit deren Fortpflanzung hat. Man meinte früher, Infusorien müßten von Zeit zu Zeit konjugieren, um dadurch die Fähigkeit der Vermehrung wiederzuerlangen. Diesen Schluß glaubte man aus der Beobachtung ziehen zu müssen, daß sich bei solchen Infusorien, die längere Zeit gezüchtet wurden, Anzeichen von Degeneration bemerkbar machten, die schließlich zum Aussterben der Kolonie führten. Trat dagegen eine Konjugationsperiode ein, so meinte man zu bemerken, daß sich die Tiere nach deren Ablauf wieder lebhafter bewegten und häufiger teilten. So sah man denn in der Konjugation einen Akt der Verjüngung. Allein eingehenderes Studium hat festgestellt, daß sich Infusorien fast unbegrenzt lange züchten lassen, ohne daß sie konjugieren, wenn man nur dafür sorgt, daß die Bedingungen, unter denen sie zu leben haben, in geeigneter Weise reguliert werden. Die Tiere zeigen dann keinerlei senile Degenerationserscheinungen; sie bewegen sich sehr lebhaft und vermehren sich außerordentlich schnell. Der Zweck der Konjugation kann also nicht der sein, die Fortpflanzungsenergie der Infusorien aufzufrischen oder sie davor zu schützen, greisenhaft zu werden. Es unterliegt vielmehr keinem Zweifel, daß Konjugation und Fortpflanzung hier in keiner Beziehung stehen. Ein Infusorium ist imstande, sich unbegrenzt zu vermehren, indem es Teilung auf Teilung folgen läßt, ohne daß ein Abnehmen seiner Kräfte eintreten müßte; man darf ohne Übertreibung behaupten, daß jedes dieser Wesen für sich allein der Möglichkeit nach unsterblich ist.

Wie aber Infusorien auf ungeschlechtliche Art durch einfache Teilung sich fort und fort vermehren können, so ist auch bei allen jenen Organismen, die sich als Zwischenstufen zwischen Protozoenkonjugation und Metazoenbefruchtung betrachten ließen, die ungeschlechtliche Fortpflanzung weitaus am häufigsten. Nur ab und zu schiebt sich der geschlechtliche Vorgang der Vereinigung zweier Gameten dazwischen. Es würde zweifellos gelingen, auch eine Volvoxkolonie zu unbegrenzter Vermehrung zu zwingen, ohne daß jemals jene geschlechtlich differenzierten Zellen auftreten müßten. Auch hier ist ein unmittelbarer Einfluß der Befruchtung auf die Vermehrung nicht nachzuweisen.

Dazu kommt folgendes: Eine ganze Reihe von einzelligen Organismen scheint eine Konjugation gar nicht zu kennen. Sie pflanzen sich fort, ohne daß ihre Teilungen, jemals durch einen geschlechtlich zu deutenden Vorgang unterbrochen würden. So scheint es sich z. B. mit den Bakterien zu verhalten. Bedeutungsvoll ist ferner, daß es viele höhere Pflanzen gibt, die sich in der Regel ungeschlechtlich und nur ausnahmsweise geschlechtlich vermehren. Es sei nur an die Knollen- und Zwiebelgewächse erinnert. Ja, in einigen Fällen scheint die Fähigkeit zu geschlechtlicher Fortpflanzung ganz verloren gegangen zu sein: die Erdbeere z. B. vermehrt sich nur noch durch Ausläufer, ohne daß sie sich deshalb in irgendeiner Weise verschlechterte. Schließlich ist hier auf eine eigentümliche Erscheinung hinzuweisen, die sich besonders häufig bei Insekten, also hochentwickelten Organismen zeigt. Es ist die Parthenogenesis oder ungeschlechtliche Entstehung gewisser Tiere. Ein Beispiel wird am besten verdeutlichen, um was es sich handelt. Es ist bekannt, daß der Stock unserer Honigbiene von dreierlei Individuen bewohnt wird: Königin, Arbeitsbiene und Drohne lassen sich leicht schon äußerlich voneinander unterscheiden. Alle diese Individuen nehmen ihre Entstehung aus Eiern, die von der Königin abgelegt werden. Die Königin allein hat die Fähigkeit, ihre Art fortzupflanzen; sie ist in der Tat einzig und allein zu diesem Zweck vorhanden. Natürlich ist sie auch

für das Fortpflanzungsgeschäft in besonderer Weise ausgerüstet. Sie vermag eine außerordentlich große Zahl von Eiern zu produzieren. Wenn man die Waben eines Bienenstocks genauer betrachtet, so sieht man, daß ihre Zellen nicht alle gleich sind: man wird solche zu unterscheiden lernen, die als Königinnenzellen („Weiselwiegen") zu funktionieren haben, ferner solche, die für Arbeiterinnen, und solche, die für Drohnen bestimmt sind. Wie kommt es nun, daß tatsächlich aus den von der Königin in diese verschiedenen Zellen abgelegten Eier ausnahmslos auch wirklich gerade die Individuen hervorgehen, für die sie gebaut sind? Um das zu verstehen, muß man folgendes wissen: Eine Bienenkönigin wird nur einmal in ihrem Leben befruchtet. Bald nachdem sie ausgeschlüpft ist, verläßt sie ihren Stock und erhebt sich in die Lüfte, gefolgt von sämtlichen Drohnen des Stocks, die ja männliche Bienen sind. Hoch in der Luft feiert nun die Königin ihre Hochzeit. Dann kehrt sie in den Stock zurück. Bald beginnt sie ihre Eier abzulegen. Aber sie behandelt ihre Eier nicht in gleicher Weise. Die einen nämlich werden befruchtet, die anderen bleiben unbefruchtet. Die Möglichkeit hierzu ist der Königin durch folgende Einrichtung gegeben: Sie besitzt einen besonderen Behälter, in dem sie den männlichen Samen bei der Begattung aufnimmt und bewahrt. So oft sie nun ein Ei austreten läßt, muß dies an dem Ausführgang des Samenbehälters vorbeigleiten, und es steht offenbar in der Gewalt der Königin, ob sie in diesem Augenblick Samenzellen den Zutritt zum Ei gestattet oder nicht. Je nachdem wird dieses befruchtet werden oder unbefruchtet bleiben. Es ergibt sich nun die merkwürdige Tatsache, daß aus befruchteten Eiern Königinnen oder Arbeiterinnen hervorgehen; beides sind weibliche Individuen, diese freilich verkümmert. Aus nicht befruchteten Eiern dagegen entstehen Drohnen, also Männchen. Auf diese Erscheinung kommt es hier an. Die Tatsache selbst, daß Drohnen wirklich aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, kann kaum einem Zweifel unterliegen; sie ist durch den Umstand hinlänglich sichergestellt, daß Bienenköniginnen, die man verhindert hat, begattet zu werden, nur solche Eier ablegen können, aus

denen Drohnen ausschlüpfen, daß ferner Königinnen im Alter immer „drohnenbrütig" werden, also nur männliche Individuen entstehen lassen können, offenbar weil der Samenvorrat in ihrem Behälter aufgebraucht ist. Damit stehen wir der Tatsache gegenüber, daß sich Eier teilen und entwickeln können, ohne daß sie dazu befruchtet worden sind. Die Vereinigung zweier Geschlechtszellen ist hier nicht die notwendige Voraussetzung für das Eintreten der Entwicklung. Die Fortpflanzung geschieht völlig ungeschlechtlich. Die Parthenogenese bietet mutatis mutandis dieselben Verhältnisse dar, wie sie bei der Vermehrung der Protozoen vorkommen. Eine Zelle beginnt sich zu teilen, ohne daß sie dazu der Beihilfe einer anderen bedürfte. Die Fähigkeit zur Teilung und damit auch zur Entwicklung liegt mithin beim Bienenei in diesem selbst; es kann kein äußerer Faktor sein, der den Anstoß geben oder als Reiz wirken müßte. Das Ei an sich muß mit der Fähigkeit begabt sein, aus sich heraus neues Leben zu produzieren.

Eine auffallende und überraschende Bestätigung hat diese Ansicht in den letzten Jahren dadurch erfahren, daß es der Forschung gelungen ist, selbst solche Eier, die sich normalerweise nur nach dem Zutritt einer Samenzelle entwickeln, hierzu, auch ohne daß eine Befruchtung stattgefunden hätte, zu veranlassen. Man bezeichnet diesen Vorgang als künstliche Parthenogenese. Das Wesentliche dabei ist, daß das Ei nach einer bestimmten Behandlung, ohne daß ein Spermatozoon eingedrungen wäre, sich unter Erscheinungen zu teilen beginnt, die denen des normalen Geschehens durchaus entsprechen. Die Teilungen setzen sich im günstigen Falle so lange fort, bis ein Stadium erreicht ist, auf dem der jugendliche Organismus imstande ist, frei umherzuschwimmen und für sein Fortkommen zu sorgen. Diese Erscheinung läßt sich nur so erklären, daß im Ei eine Art von Hemmung vorhanden ist, durch die es verhindert wird, von sich aus in die Entwicklung einzutreten. Diese Hemmung wird normalerweise vom Spermatozoon beseitigt, worauf dann die Entwicklung beginnt. Es scheint aber, als ob

der nämliche Effekt auch auf andere, von der normalen sehr verschiedene Weisen erreicht werden könne, und daß damit dem Ei eine Fähigkeit zurückgegeben wird, auf die es im Laufe seiner Stammesgeschichte aus irgendwelchen Gründen verzichtet hat.

Eines geht aus den Tatsachen, die in den beiden letzten Abschnitten dem Leser vorgeführt worden sind, mit großer Wahrscheinlichkeit hervor: Die Vereinigung zweier Geschlechtszellen ist nicht die notwendige Bedingung für die Entstehung eines neuen Individuums. Das Wesentliche des Befruchtungsvorganges liegt nicht darin, daß ihm die Entwicklung folgt. Befruchtung und Entwicklung können völlig unabhängig nebeneinander hergehen, wie es bei den Infusorien der Fall ist. Befruchtung und Entwicklung sind nicht als Ursache und Folge zu betrachten, denn diese kann ohne jene eintreten, wie die Parthenogenese zeigt. Der Fortbestand des Lebens ist keineswegs an die Vereinigung zweier Keimzellen gebunden und die Vorstellung, als ob der Zweck dieses Vorganges darin läge, die Hervorbringung eines neuen Individuums zu ermöglichen, ist als den Tatsachen nicht entsprechend aufzugeben. Mit alledem soll nun nicht gesagt sein, daß Befruchtung nirgends mit Fortpflanzung verknüpft wäre. Es ist klar, daß das bei allen höheren Organismen in der Tat der Fall ist. Darin eben unterscheiden sie sich von den einzelligen Wesen. Aber diese Verknüpfung ist sekundärer Natur. Man könnte sagen, das Spermatozoon hat es im Nebenamt übernommen, das Ei wieder teilungsfähig zu machen; es bringt ja den Teilungsapparat mit, den die weibliche Zelle verloren oder rückgebildet hat. Aber das Wesentliche des geschlechtlichen Geschehens kann hierin nicht gefunden werden, eben weil wir sehen, daß bei vielen und gerade den ursprünglicheren, einfacheren Organismen die Fähigkeit zur Teilung und damit zur Fortpflanzung in der einzelnen Zelle verborgen liegt. Die Zelle für sich allein besitzt das Vermögen, die Fortdauer des Lebens zu sichern.

Für die Erklärung des Befruchtungsvorganges hat diese Betrachtung bisher ein nur negatives Resultat ergeben. Das

hat gewiß etwas Unbefriedigendes. Aber es war nötig, die berührten Vorstellungen als unzutreffend nachzuweisen, weil sie weitverbreitet sind; sie möchten sich einer tieferen Erfassung des vorliegenden Problems leicht in den Weg stellen. Als wir uns den Verlauf des Befruchtungsvorganges rückblickend noch einmal vergegenwärtigten, da war es neben der Erscheinung der im Anschluß an das Eindringen der Samenzelle einsetzenden Entwicklung des Eies die Gemeinsamkeit im Verhalten der beiden Geschlechtskerne, die uns imponierte. Wir sahen, daß Eikern und Spermakern jeder die gleiche Anzahl von gleichgestalteten Chromosomen mit sich führte. Wir bemerkten ferner, wie diese Chromosomen bei den folgenden Teilungen in äußerst exakter Weise so an die entstehenden Tochterzellen weitergegeben wurden, daß die eine genau denselben Anteil an jedem Chromosoma des Furchungskernes erhielt wie die andere. Vater und Mutter lieferten, so schien es, völlig gleiche Mengen chromatischer Substanz für die Zellen des entstehenden Individuums. Hier vielleicht ist der Schlüssel zum Verständnis des Befruchtungsvorganges zu finden. Die Aufgabe der folgenden Abschnitte wird es sein, dem weiter nachzugehen und darzutun, was die Forschung hier bisher hat klarstellen können. Was läßt sich zunächst von der chromatischen Substanz aussagen?

V. Das Wesen der Befruchtung.

1. Die Chromosomen.

Daß der chromatischen Substanz eine besondere Bedeutung im Bereiche der hier betrachteten Vorgänge zukommt, geht aus allem, was bisher über sie berichtet wurde, mit großer Wahrscheinlichkeit hervor. Um aber zu erkennen, worin ihre Bedeutung liegt, ist es nötig, sie einer genaueren Betrachtung zu unterwerfen. Gerade die letzten Jahre haben unsere Kenntnisse nach dieser Richtung bedeutend erweitert und geklärt. Es ist vor allem Th. Boveri zu danken, daß die Wissenschaft hier über ein unsicheres Tasten hinausgekommen ist und den festen Grund gewonnen hat, der für einen gesunden Fortschritt notwendig ist. Die folgende Darstellung beruht wesentlich auf des genannten Forschers Arbeiten.

Daß jede Organismenart eine konstante Art von Chromosomen besitzt, ist schon gesagt worden. Bei jeder Kernteilung tritt sie hervor: Die Stäbchen oder Schleifen sind dann in ihrer typischen Zahl aufs klarste zu sehen. Wenn darauf der Kern wieder in sein Ruhestadium übergeht, so werden jene allmählich undeutlich: sie senden Fäden aus und bilden sich zu einem feinen, verzweigten Gerüstwerk um, so daß es scheinen könnte, als ob sie ihre ursprüngliche Anordnung gänzlich aufgegeben hätten (vgl. Tafel I Fig. *a* und *b*). Es gibt aber Tatsachen, die es höchst wahrscheinlich machen, daß die Chromosomen auch im Gerüstzustande des ruhenden Kerns als besondere Körper erhalten bleiben. Wenn sich nämlich der Kern zur neuen Teilung vorbereitet, so erscheinen die Chromosomen

alsbald wieder in derselben Gruppierung, in der sie in ihn eintraten, als er sich bildete. Die Chromosomen des Pferdespulwurms haben die Form von Schleifen, die sich an ihren beiden Enden verdicken. Wenn sich der Kern bildet, so sackt er sich um die Schleifenenden herum ein wenig aus; daher kann man auch im ruhenden Kern sofort bestimmen, wo die Chromosomen gelegen haben, obgleich sie selbst nicht mehr kenntlich sind. Es ist nun auffällig zu sehen, wie bei der Vorbereitung zur neuen Kernteilung die Schleifenenden wieder in diesen Aussackungen zum Vorschein kommen, so daß es nahe liegt anzunehmen, sie möchten dort auch während des Gerüststadiums, nur in einer mit unsern Mitteln nicht sichtbar zu machenden Gestalt vorhanden gewesen sein. Wenn dies aber für die beiden Enden des Chromosomas der Fall ist, so wird es wohl auch für den sie verbindenden Teil zutreffen; dann würde also jedes Chromosoma auch im Ruhestadium des Kerns für sich gesondert weiterexistieren und nur eine andere Gestalt annehmen.

Es ist auch leicht verständlich, warum die Chromosomen die zusammengedrängte Gestalt nicht beibehalten, die sie während des Teilungsvorgangs auszeichnet. Bei der Kernteilung wird jedes Chromosoma halbiert. Wenn das einige Male geschehen ist, so müßte man erwarten, die Chromosomen bald merklich an Umfang verlieren und immer kleiner und kleiner werden zu sehen. Das geschieht aber nicht. Sie erscheinen vielmehr bei jeder Teilung wieder in der ursprünglichen Größe. Sie ergänzen also ihren Verlust, und zwar während der zwischen zwei Teilungen verstreichenden Zeit, solange sie sich im Gerüstzustande befinden. Eben zu diesem Zwecke nämlich verästeln sie sich, senden feiner und feiner werdende Fäden aus, indem sie so ihre Oberfläche vergrößern und dadurch in den Stand gesetzt werden, reichlich Nahrung aus dem sie umgebenden Protoplasma aufzunehmen. Die Chromosomen sind also während der Kernruhe in größter Tätigkeit. Daraus erklärt es sich, daß sie ihre kondensierte Gestalt zugunsten einer solchen aufgeben, die es ihnen wesentlich

erleichtert, die verloren gegangene Substanz zu ergänzen. Auf der anderen Seite aber ist nicht einzusehen, warum etwa eine völlige Auflösung der Chromosomen dem genannten Zweck besser entsprechen sollte; vielmehr vermögen sie ihr Ziel auch dann zu erreichen, wenn sie als besondere Körper bestehen bleiben. Und daß sie das tun, dafür sprechen noch andere als die bisher angeführten Tatsachen. Es ist beobachtet worden, daß abnormerweise die zweite Reifungsteilung des Eies unterbleibt. Legen wir der folgenden Betrachtung Verhältnisse zugrunde, wie sie sich z. B. bei der Varietät des Pferdespulwurms vorfinden, die nur zwei Chromosomen besitzt. Im reifen Ei müßte sich normalerweise ein einziges Chromosoma vorfinden. Unterbleibt aber die zweite Reifungsteilung, so erhält es statt dessen deren zwei. Das befruchtete Ei wird also drei chromatische Elemente aufweisen, zwei vom Eikern und eines vom Spermakern. Nun ist es eine bemerkenswerte Tatsache, daß alle von einem solchen Ei abstammenden Zellen stets wieder drei Chromosomen in ihren Teilungsfiguren haben. Daraus geht hervor, daß die Konstanz der Chromosomenzahl nicht darauf zurückgeführt werden kann, daß der Organismus eben immer nur die für seine Art typische Anzahl chromatischer Elemente zu produzieren vermöchte. Wäre es so, dann müßten bei der nächsten Teilung des beschriebenen anormalen Askariseies zwei Chromosomen erscheinen. Statt dessen tauchen in allen von ihm abstammenden Zellen die drei Elemente, die in seine erste Furchungsspindel hineingeraten sind, regelmäßig wieder auf. Allgemein gesprochen: S o v i e l c h r o m a t i s c h e E l e m e n t e i n e i n e n K e r n e i n g e g a n g e n s i n d, s o v i e l g e h e n a u c h w i e d e r a u s i h m h e r v o r. Ein Experiment, das sich mit Seeigeleiern anstellen läßt, bestätigt diesen Satz. Es besteht die Möglichkeit, solche Eier kernlos zu machen. Man zerstückt sie durch heftiges Schütteln. Sucht man dann zwei Stücke von gleicher Größe aus, deren eines den Kern behalten, deren anderes dagegen ihn verloren hat, und läßt in jedes ein Spermatozoon eindringen, so entwickeln sich beide Stücke ganz normal zu verkleinerten Larven. Wenn man diese aber genauer miteinander

vergleicht, so fällt ein Unterschied in die Augen. Er betrifft die Größe ihrer Kerne. Es ist klar, daß das kernlos gemachte Stück nur halb so viel Chromosomen besitzt wie das kernhaltige, nämlich nur die vom Spermakern mitgebrachten. Dem entspricht es, daß die Kerne, die aus den Teilungen dieses Stückes hervorgegangen sind, den anderen an Größe erheblich nachstehen. Sie alle besitzen eben nur halb so viel Chromatin, wie ihnen normalerweise, nämlich bei Vorhandensein von Ei- und Spermakern zukäme. Daraus geht hervor, daß sich das Chromatin nicht beliebig vermehren kann, so daß etwa eine anormal geringe Zahl chromatischer Elemente sich zu der normalen Anzahl ergänzen könnte. Vielmehr verläuft die Chromatinvermehrung immer proportional zu dem vorhandenen Material, so daß also die einmal im Kern befindliche Chromosomenzahl unter allen Umständen bewahrt bleibt. Selbstverständlich ergibt sich dieses Resultat auch dann, wenn die Chromosomenzahl künstlich erhöht wird. Dann erscheinen die Kerne entsprechend umfangreicher; auch hier also erhält sich die Zahl der chromatischen Elemente durch alle die Generationen von Zellen hindurch, die im Laufe der aufeinander folgenden Teilungen aus der Keimzelle hervorgehen.

Diese Tatsachen finden eine ungezwungene Erklärung, wenn man die chromatischen Elemente als gesondert existierende Einzelwesen betrachtet. Es kann dabei nichts verschlagen, daß es nicht in allen Stadien des Zellenlebens möglich ist, die Chromosomen wirklich als solche zu identifizieren; sie machen eben Gestaltsveränderungen durch, die mit ihrem Wachstum in Beziehung stehen und dafür nötig sind. Im übrigen aber spricht hohe Wahrscheinlichkeit dafür, daß Chromosomen als Individuen aufgefaßt werden müssen, die ein bis zu einem gewissen Grade selbständiges Dasein in der Zelle führen. Man bezeichnet dies als die Theorie der Chromosomen-Individualität; ihr Urheber, Th. Boveri, hat ihr folgende Fassung gegeben: „Ich betrachte die sogenannten chromatischen Segmente oder Elemente als Individuen, ich möchte sagen elementare Organismen, die in der Zelle ihre selbständige Existenz führen. Die Form der-

selben, wie wir sie in den Mitosen finden, als Fäden oder Stäbchen, ist ihre typische Gestalt, ihre Ruheform, die je nach den Zellenarten, ja je nach den verschiedenen Generationen derselben Zellenart wechselt. Im sogenannten ruhenden Kern sind diese Gebilde im Zustande ihrer Tätigkeit. Bei der Kernrekonstruktion werden sie aktiv, sie senden feine Fortsätze, gleichsam Pseudopodien*) aus, die sich auf Kosten des Elements vergrößern und verästeln, bis das ganze Gebilde in dieses Gerüstwerk aufgelöst ist und sich zugleich so mit den in der nämlichen Weise umgewandelten übrigen verfilzt hat, daß wir in dem dadurch entstandenen Kernretikulum**) die einzelnen konstituierenden Elemente nicht mehr auseinanderhalten können."

Hiermit ist nun eine erste wichtige Aussage über die Natur der Chromosomen gewonnen. Ihre volle Bedeutung wird sich freilich erst enthüllen, wenn sie mit anderem in Zusammenhang gebracht wird, was von diesen Gebilden ermittelt ist. In dem Abschnitt, der von den Geschlechtszellen handelte, ist ein bemerkenswerter Fall beschrieben worden, der die Bestimmung der Urgeschlechtszelle in einem außerordentlich frühen Stadium der Keimesentwicklung erlaubte. Es handelte sich da um den Keim des Pferdespulwurms, und es war gezeigt worden, daß sich schon im Zweizellenstadium charakteristische Unterschiede im Verhalten der Chromosomen beobachten lassen, die mit der Bestimmung ihrer Zellen in Zusammenhang stehen müssen. Hierauf ist nun etwas näher einzugehen. Es zeigte sich dort, daß bei den Zellen, die zum Aufbau des Körpers dienen, eine Chromatindiminution eintritt, indem die Chromosomen ihre verdickten Enden abwerfen und in kleine Stücke zerfallen. Dagegen blieb die ursprüngliche Form der chromatischen Elemente immer in der Zelle erhalten, aus der in der Folge die Urgeschlechtszelle entstehen sollte. Hier wurden die Schleifenenden nicht abge-

---

*) Scheinfüßchen, wie sie z. B. der Amöbe zur Fortbewegung dienen.

**) Kernnetz, weil die chromatische Substanz im ruhenden Kern das Bild eines Netzwerkes bietet.

worfen, sondern bei jeder Teilung an die Tochterzelle weitergegeben (Fig. 3). Ähnliche Beobachtungen sind auch für andere Tiere gemacht worden. Das Bedeutsame an ihnen ist der Umstand, daß hier offenbar eine Beziehung zwischen dem Chromatin und dem Schicksal seiner Zelle aufgedeckt wird. Es scheint, als ob jenes einen bestimmenden Einfluß darauf auszuüben vermöchte, was aus seiner Zelle werden soll. Wenigstens wird es sich schwer umgehen lassen, einen kausalen Zusammenhang zwischen den Enden der chromatischen Schleifen und der geschlechtlichen Bestimmtheit der Zelle anzunehmen: da, wo die Chromosomen intakt bleiben, sind die Zellen als Keimzellen determiniert; da, wo Diminution eintritt, entstehen Körperzellen. In den Enden der chromatischen Elemente muß also wohl das den Geschlechtscharakter der Zellen Determinierende lokalisiert sein. Aber noch ein anderer Schluß drängt sich hier auf: Das Chromosoma kann nicht als ein qualitativ homogenes Gebilde betrachtet werden, es müssen an ihm qualitativ verschiedene Bereiche vorhanden sein. Denn offenbar ist das Chromatin der Schleifenenden dem übrigen nicht gleichgeartet, da doch jenes allein die Fähigkeit hat, einer Zelle den geschlechtlichen Charakter zu vermitteln. Diese Eigenschaft besitzt nicht das ganze Chromosoma; sie ist vielmehr an einen bestimmten Bereich desselben gebunden und dessen Substanz muß sich daher qualitativ von dem Rest unterscheiden. Damit sind wir zu einem zweiten wichtigen Ergebnis über die Natur des Chromatins gelangt: *Die Substanz, aus der sich das einzelne Chromosoma aufbaut, weist in sich qualitative Verschiedenheiten auf.*

Es liegt nahe, hier die Frage zu stellen, wie es sich denn in diesem Punkte mit den verschiedenen Chromosomen desselben Kernes verhalte. Läßt sich etwas ermitteln, was über deren qualitative Konstitution Auskunft gäbe? Zunächst ist schon seit längerem festgestellt, daß die Gesamtheiten der Chromosomen jedes der beiden Geschlechtskerne einander äquivalent sind. Man hat das durch zwei sich ergänzende Experimente dargetan. Es ist schon mitgeteilt worden, daß es gelingt, gewisse Eier zur

Entwicklung zu bringen, ohne sie zu befruchten. Bei einer solchen künstlichen Parthenogenese sind nur Chromosomen des Eikerns beteiligt, also nur die Hälfte der bei einem normalen, befruchteten Keim vorhandenen. Dennoch kann es zur Ausbildung eines ganz gesunden jugendlichen Organismus (Larve) kommen. Auch der umgekehrte Fall läßt sich verwirklichen: befruchtet man ein kernlos gemachtes Eibruchstück, so entwickelt es sich zu einer völlig normalen Larve; sie ist nur etwas kleiner als die gewöhnlichen, das hängt aber damit zusammen, daß ein Bruchstück eben weniger Protoplasma zum Aufbau hergeben kann als ein ganzes Ei. Hier genügte also ebenfalls die Hälfte der normalen Chromosomen zur regulären Entwicklung. Es ist somit sicher, daß der Eikern und der Spermakern jeder für sich in seinem Chromatin alle zur Entwicklung nötigen Qualitäten besitzt: die Gesamtheit der Chromosomen jenes ist der Gesamtheit der Chromosomen dieses gleichwertig. Damit ist nun freilich noch nichts darüber ausgesagt, wie sich die chromatischen Elemente desselben Kernes zueinander verhalten. Es hat viel Mühe gekostet, bis man eine Methode fand, die es erlaubte, dem hier vorliegenden Problem näher zu kommen. Die Schwierigkeit lag darin, ein ausführbares Experiment zu erdenken. Denn der einzige Weg, der eine sichere Beantwortung der Frage versprach, war der, daß man versuchte, einzelne chromatische Elemente aus dem Kern des befruchteten Eies zu entfernen. Das erschien aber lange Zeit völlig unmöglich, da es sich ja hier um Körper handelt, die nur mit den stärksten Vergrößerungen wahrnehmbar sind. Durch eine glückliche Kombination verschiedener experimentell vollziehbarer Eingriffe ist es nun aber in neuester Zeit geglückt, einen Effekt zu erreichen, der dem gewünschten im wesentlichen gleichkommt. Wegen der Wichtigkeit, die gerade die hier hervortretenden Tatsachen für das Verständnis des Gesamtproblems der Befruchtung haben, sei eine etwas eingehendere Schilderung dieser Experimente versucht.

Durch einen einfachen Kunstgriff kann man bewirken, daß bei der Befruchtung in Seeigeleier anstatt eines Sper-

matozoons deren zwei eindringen. Ein solches Ei nennt man doppeltbefruchtet. Es besitzt außer seinem eigenen Kern noch zwei andere, die beide Spermakerne sind. Diese drei Kerne vereinigen sich zum Furchungskern. Jedes Spermatozoon hat seinen Teilungsapparat mit in das Ei hineingebracht. Die Folge ist, daß deren zwei in Aktion treten: jede der beiden Strahlungen, die an den Spermakernen auftreten, teilt sich, so daß alsbald vier Strahlensonnen vorhanden sind, die sich im Quadrat aufstellen und den Furchungskern zwischen sich nehmen. Wenn sich nun der Kern auflöst, so kommt es zur Ausbildung von vier Spindeln, indem jede Strahlung mit ihren beiden Nachbarinnen in Beziehung tritt: jede Spindel besitzt in der Mitte zwischen ihren Polen die Äquatorialplatte, zu der sich die Chromosomen des Furchungskernes angeordnet haben. Nun teilt sich das Ei. Dabei entstehen simultan vier Zellen, indem immer zwischen zwei Spindelpolen eine Teilungsebene durchschneidet. Äußerlich betrachtet gleicht der Keim jetzt ganz einem normalen, der aber bereits zwei Zellteilungen durchgemacht hat und sich demgemäß im vierzelligen Stadium befindet. Es fragt sich nun aber, wie sich die Chromosomen während dieser Vorgänge verhalten haben. Da zeigt sich denn zunächst, daß ein Chromosoma immer nur zu zwei Spindelpolen in Beziehung

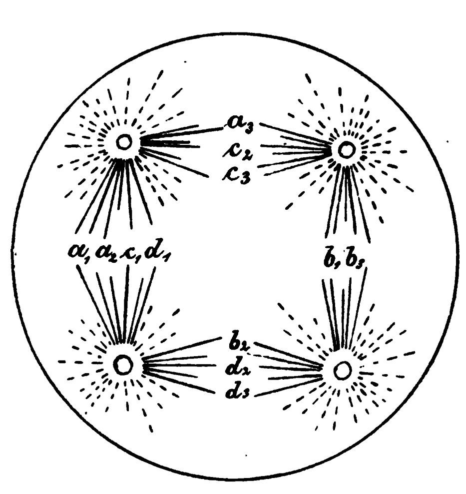


Fig. 7 a. Schema einer möglichen Chromosomenverteilung in einem doppeltbefruchteten Ei. Vor der Teilung (Stadium der Äquatorialplatte). (Nach Th. Boveri.)

tritt; niemals stellt es sich so auf, daß etwa drei Strahlungen durch ihre Radien Einfluß auf es ausüben könnten. Demgemäß teilt es sich auch nur in zwei Stücke, von denen jedes zu seinem, ihm zunächst liegenden Pol wandert. Nehmen wir also an, jeder Kern hätte 4 Chromosomen*) enthalten, es wären also deren 12 im Furchungskern vereinigt worden, so würden nach der Spaltung im ganzen 24 chromatische Elemente auf die vier Zellen verteilt worden sein. Die 12 ungespaltenen Chromosomen könnten sich nun so verteilen, daß immer 3 zwischen je zwei Polen liegen. Das ist in der Tat möglich. Dann würde jede der vier entstehenden Zellen 6 Chromosomen erhalten. Im allgemeinen wird aber die Verteilung der Chromosomen auf die vier Spindeln ganz vom Zufall regiert, so daß sie sich durchaus unregelmäßig gestaltet. In den beiden Figuren 7a und b ist eine Möglichkeit dargestellt, wie die Verteilung vorgenommen werden kann; offenbar sind noch sehr viele andere Kombinationen denkbar. Aber selbst wenn die regelmäßigste derselben eintritt, bei der also immer 3 chromatische Elemente

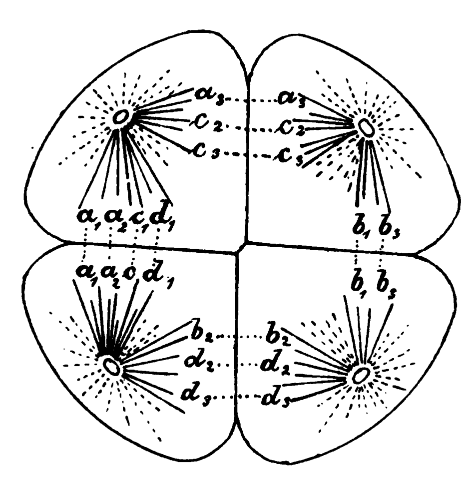


Fig. 7 b. Schema einer möglichen Chromosomenverteilung in einem doppelt befruchteten Ei. Nach der Teilung (simultanes Vierzellenstadium). (Nach Th. Boveri.)

---

*) Die Zellen der Seeigel enthalten weit mehr Chromosomen; die Zahl 4 wird nur der größeren Übersichtlichkeit wegen bei der folgenden Beschreibung verwandt.

zwischen zwei Polen zu liegen kommen, so würde doch jede der vier entstehenden Zellen nur 6 Chromosomen erhalten statt der regulären 8, und nur unter sehr günstigen Umständen würden sich diese so ergänzen, daß in ihnen die Konfiguration der chromatischen Elemente vertreten wäre, wie sie der Kern jeder Geschlechtszelle in seinen 4 Chromosomen aufweist. Im allgemeinen aber wird eine ganz regellose Verteilung stattfinden; man wird sagen dürfen, daß jede der vier simultan entstehenden Zellen von der anderen sich durch ihren Bestand an Chromatin unterscheidet. Natürlich werden die Verhältnisse mit wachsender Chromosomenzahl unverhältnismäßig komplizierter und für eine einigermaßen regelmäßige Verteilung ungünstiger. Dabei mag noch einmal daran erinnert werden, daß die Geschlechtskerne der Seeigel, mit denen diese Experimente ausgeführt wurden, nicht, wie hier angenommen worden ist, 4, sondern 9 oder 18 Chromosomen enthalten. Solche doppelt befruchteten Keime entwickeln sich nun fast immer pathologisch; nur in den allerseltensten Fällen erreichen sie das Larvenstadium; fast stets gehen sie vorher zugrunde. Liegt es schon hier nahe, diesen Umstand mit der irregulären Chromatinverteilung in Zusammenhang zu bringen, so gibt es nun ein anderes Mittel, die Wirkung des experimentellen Eingriffs zu noch unmittelbarerer Anschauung zu bringen.

Durch ein von C. Herbst entdecktes Verfahren ist man in den Stand gesetzt, Zellen von Seeigelkeimen glatt voneinander zu trennen, ohne daß sie den mindesten Schaden leiden. Man hat sich zu diesem Zweck nur künstliches Meerwasser herzustellen, dem ein Bestandteil des natürlichen, nämlich Kalzium, fehlt. Bringt man einen Seeigelkeim in solches Ca-freies Seewasser, so gehen seine Zellen in kurzer Zeit auseinander, und es steht frei, diese zu isolieren und so zu züchten. Wendet man dieses Verfahren bei dem normalen vierzelligen Stadium eines Seeigelkeimes an und züchtet nun die vier voneinander getrennten Zellen in gewöhnlichem Seewasser weiter, so erhält man vier kleine, im übrigen aber ganz reguläre Larven. Jede der vier Zellen dieses Stadiums ist also befähigt, einen ganzen Organismus

aus sich hervorgehen zu lassen. Wie steht es nun mit den vier aus der Simultanteilung des doppeltbefruchteten Eies gewonnenen Zellen? Sie mögen demselben Verfahren unterworfen und dann isoliert aufgezogen werden. Da stellt sich heraus, daß keine von ihnen imstande ist, das regulär ausgebildete Larvenstadium zu erreichen. Aber damit noch nicht genug: sie entwickeln sich auch untereinander ganz ungleich. Die eine z. B. geht schon auf ganz frühem Stadium zugrunde, die andere wird zur freischwimmenden Hohlkugel (Blastula), die dritte beginnt den Darm zu bilden (Gastrula) und die vierte legt außerdem wohl gar das Skelett an (Übergang zur Pluteus-Larve). Wenn nun diese pathologischen Entwicklungen wirklich auf die Unregelmäßigkeit der Chromatinverteilung zurückzuführen ist, so müßte erwartet werden, daß sich unter vielen aus doppeltbefruchteten Eiern gezüchteten Keimen doch hin und wieder, wenn auch sehr selten, solche finden, die zu normalen Larven heranwachsen. Durch Zufall könnte ja einmal eine solche Verteilung stattfinden, daß in den jeder Zelle überlieferten Chromosomen die Kombination enthalten ist, wie sie sonst in einem Geschlechtskern vorkommt. Dann dürfte normale Entwicklung erwartet werden. Und in der Tat stößt man ab und zu auf eine ganz normal aussehende Larve, die doch aus einem doppeltbefruchteten Ei hervorgegangen ist. Diese Erfahrung entspricht also der Erwartung, die sich theoretisch aus den verschiedenen Kombinationsmöglichkeiten ableiten läßt.

Welcher neue Aufschluß über die Natur der Chromosomen läßt sich aus den zuletzt mitgeteilten Experimenten gewinnen? Wir sahen zuerst, daß das Chromatin eines Geschlechtskerns, einerlei ob des Eikerns oder des Spermakerns, für normale Entwicklung hinreicht; ist nur die Chromosomenkombination vorhanden, wie sie jeder dieser Kerne aufweist, so kann aus dem Keim eine gesunde Larve werden. Wenn nun aus doppeltbefruchteten Eiern nur sehr selten normale Individuen entstehen, so kann das seinen Grund nicht darin haben, daß die Zahl der chromatischen Elemente in den einzelnen Zellen hinter

der zurückbleibt, die die Zellen eines regulär befruchteten Keimes beherbergen. Denn der Chromatinbestand der von einem doppeltbefruchteten Keime abstammenden Zellen wird in fast allen Fällen größer sein wie der des einzelnen Geschlechtskernes. Die pathologischen Erscheinungen können mithin nicht auf der verminderten Zahl der Chromosomen beruhen, solange sie nur nicht unter die Hälfte der für die Art typischen herabsinkt. Dann bleibt nur anzunehmen übrig, daß es ihre andersartige Kombination ist, die jene krankhaften Veränderungen verursacht. Die Chromosomen jedes Geschlechtskernes repräsentieren die Gesamtheit der zur normalen Entwicklung notwendigen Qualitäten. Erhält nun eine Zelle, wie das infolge der willkürlichen Verteilung bei den Simultanvierern meistens geschehen wird, ein oder das andere Chromosoma dieser Kombination nicht, so folgt pathologische Entwicklung. Daraus ergibt sich mit Notwendigkeit der Schluß, daß die chromatischen Elemente unter sich nicht gleichwertig sind. Die Entwicklung dieser oder jener Anlage, z. B. des Darmes oder des Skeletts, ist an das Vorhandensein eines ganz bestimmten Chromosomas gebunden. Fehlt dieses, so ist der Keim nicht imstande, das betreffende Organ auszubilden. Damit ist eine Erkenntnis von hoher Wichtigkeit erreicht: Die Chromosomen desselben Kernes besitzen unter sich verschiedene Qualitäten.

Im allgemeinen sehen die chromatischen Elemente desselben Kernes unter sich so gleichartig aus, daß es schwer sein dürfte, den oben ausgesprochenen Satz auf wahrnehmbare Unterschiede in ihrer Gestalt zu stützen. Es soll aber nicht unerwähnt bleiben, daß in neuerer Zeit einige Fälle beobachtet worden sind, die dazu doch geeignet wären. Ein Beispiel wenigstens möge angeführt werden. In den Zellen einer Heuschrecke (Brachystola magna), aus denen Spermatozoen werden (Spermatocyten), kommen 23 Chromosomen vor. Von diesen ist eines durch sein besonderes Aussehen und Verhalten stets mit Bestimmtheit zu identifizieren, es scheint, daß es die Aufgabe hat, eine engere Beziehung zwischen Protoplasma und Kern zu

vermitteln. Aber auch die übrigen 22 chromatischen Elemente sind unter sich nicht gleich. Deutlich lassen sich zunächst zwei Gruppen unterscheiden, 6 kleine und 16 große. Unter den kleinen wiederum sind drei Abstufungen zu bemerken, die immer paarweise auftreten, so daß also 1 Paar ganz kleine, 1 Paar mittlere und 1 Paar größere Chromosomen zu zählen wären. Auch die 16 großen scheinen immer in Paaren vorhanden zu sein und auch bei ihnen lassen sich erhebliche Größenunterschiede feststellen. Hier möchte man annehmen, daß sich physiologische Verschiedenheiten der chromatischen Elemente in deren Gestalt, also morphologisch ausdrücken. Und wenn die eben charakterisierten Gestaltungen, wie es zu sein scheint, eine konstante Einrichtung sind, so darf man sie als eine weitere Stütze der Individualitätstheorie der Chromosomen verwerten.

Wie dem auch sei, wer alles, was in diesem Abschnitt dargelegt worden ist, prüft, der wird nicht umhin können, in den chromatischen Elementen einen für das organische Leben besonders bedeutungsvollen Faktor anzuerkennen. Drei Aussagen waren es, die über die Natur der Chromosomen gemacht werden konnten: 1) die Chromosomen sind selbständig existierende Individuen. Von einer Zellgeneration werden sie zur anderen weitergegeben, jedesmal zwar in zwei geteilt, aber jedesmal wieder zur früheren Größe heranwachsend: so repräsentieren sie recht eigentlich das Bleibende im Flusse organischen Werdens. 2) Das einzelne Chromosoma birgt in sich selbst qualitative Verschiedenheiten. Wir sahen, daß bestimmte Bezirke desselben eine Beziehung zu Besonderheiten des Charakters der werdenden Zelle aufwiesen. Daraus war zu schließen: wenn dem Chromatin ein bestimmender Einfluß auf die Gestaltung der Zellen zuerkannt wird, so müssen verschiedene Bezirke des einzelnen chromatischen Elementes unter sich different sein, denn sie sind imstande, verschiedene Wirkungen auszuüben. 3) Auch die ganzen Chromosomen desselben Kernes sind unter sich qualitativ ungleich. Jeder Geschlechtskern allein enthält die für normale Entwicklung ausreichende und notwendige Kombination von

Chromosomen. Wird sie gestört, so verläuft die Entwicklung pathologisch. Normales Geschehen ist durchaus davon abhängig, nicht ob eine bestimmte Chromosomenzahl, sondern daß eine bestimmte Kombination derselben gegeben ist. Dann aber müssen die Elemente einer solchen Kombination unter sich verschiedene Eigenschaften haben und demgemäß verschiedene Wirkungen ausüben.

Aus dem, was auf diese Weise über die Natur des Chromatins hat mitgeteilt werden können, erwächst nun wie von selbst eine ganz bestimmte Anschauung von der Bedeutung und Aufgabe dieser Substanz. Alle jene Tatsachen führen mit unwiderstehlichem Zwang zu der Annahme, daß durch die chromatische Substanz die Übertragung der Qualitäten von einem Individuum auf das andere gewährleistet wird. Sind die Chromosomen wirklich Individuen, die als solche von einer Zelle auf die andere übergehen, vermögen ferner die verschiedenen Bereiche eines Elementes der Zelle einen bestimmten Charakter aufzuprägen, ist schließlich die Entwicklung des Organismus davon abhängig, daß der Keim chromatische Elemente in einer bestimmten, unveränderlichen Kombination enthält, so heißt das nichts anderes, als daß die Fähigkeit der Keimzelle, aus sich heraus einen Organismus entstehen zu lassen, der dem gleicht, dem sie selbst ihr Dasein verdankt, eben in den Chromosomen ihre Unterlage hat. Man bezeichnet daher das Chromatin als die Vererbungssubstanz, und das geschieht gewiß mit Recht, wenn damit gesagt sein soll, daß die Bestimmung der wesentlichen Eigenschaften des Individuums und der Art in den Chromosomen ihre materielle Grundlage hat. Schon früh hat man die Forderung aufgestellt, es müsse eine solche physische Basis des Vererbungsphänomens vorhanden sein. K. Nägeli war der erste, der sie theoretisch ableitete; er nannte seine Vererbungssubstanz Idioplasma. Sehr bald aber kam man auf die Vermutung, daß das hypothetische Idioplasma in der chromatischen Substanz realisiert sein möchte. Dieser Schluß gründet sich vor allem auf das Studium der bei der Befruchtung am Kern sich abspielenden Vorgänge. Aber über

das Stadium einer Hypothese hoher Wahrscheinlichkeit kam man auf diesem Wege nicht hinaus. Gewißheit darüber, daß in der chromatischen Substanz die Vererbungstendenzen des werdenden Organismus lokalisiert sind, hat erst auf experimentellem Wege erlangt werden können. Wie das geschah, ist in diesem Abschnitt zu zeigen versucht worden. Die weitere Aufgabe wird nun sein, den Vorgang der Befruchtung von dem jetzt gewonnenen Standpunkt aus nochmals zu prüfen. Wirft die Erkenntnis, daß in den Chromosomen die materiellen Substrate für die Übertragung der Eigenschaften von Individuum auf Individuum gegeben sind, Licht auf den Befruchtungsvorgang selber?

2. Qualitätenmischung.

Vergegenwärtigen wir uns zunächst noch einmal die Tatsachen, die uns bekannt geworden sind. Wenn das Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, so wandelt es sich zum Spermakern um. Nach einiger Zeit sind im befruchteten Ei zwei Kerne zu sehen, die einander in jeder Beziehung gleichen: Eikern und Spermakern. Jeder von ihnen führt dieselbe Anzahl chromatischer Elemente mit sich. Sei es nun, daß sich die beiden Kerne vereinigen, sei es, daß sie getrennt bleiben, jedenfalls werden ihre Chromosomen durch die erfolgende Mitose auf die beiden entstehenden Zellen so verteilt, daß jede von ihnen eine der beiden Spalthälften jedes Chromosomas erhält. Mit anderen Worten: jeder der aus dem befruchteten Ei entstehenden Zellen wird der gleiche Anteil an väterlichem und mütterlichem Chromatin überwiesen. Ist Chromatin Vererbungssubstanz, so wird man sagen dürfen: Vater und Mutter tragen gleich viel zu den Eigenschaften des entstehenden Organismus bei; derselbe Einfluß auf seine Ausbildung ist beiden Eltern auszuüben ermöglicht.

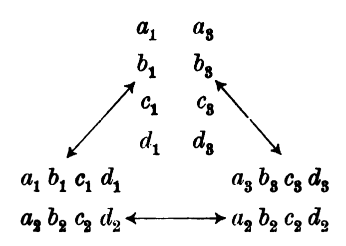
Das ist ein wichtiges Ergebnis; aus einer Betrachtung des Befruchtungsvorganges allein hätte es nicht gewonnen werden können. Was er zunächst erkennen läßt, legt vielmehr

den Schluß auf einen überwiegenden Einfluß des Eies, also des mütterlichen Organismus nahe. Denn das Ei ist es doch, das sich entwickelt. Das Ei gibt das Material her, aus dem sich das neue Individuum aufbaut. Was das winzige Spermatozoon beiträgt, scheint dagegen ganz unbeträchtlich. Und doch widerspricht schon die landläufigste Erfahrung der Meinung, als ob dem mütterlichen Organismus ein größerer oder gar der alleinige Einfluß auf die Gestaltung des entstehenden Individuums zugestanden werden müßte. Jeder weiß, daß das Kind niemals die Eigenschaften der Mutter rein darstellt; immer treten an ihm die Qualitäten beider Eltern zutage. Am deutlichsten wird das dort, wo Ei und Spermatozoon von zwei auffallend verschiedenen Individuen herstammen, wie es bei Bastardierungen der Fall ist. Die Form, die aus der Vereinigung von Pferd und Esel hervorgeht, gleicht nicht etwa ausschließlich der Mutter; sie nimmt vielmehr eine Mittelstellung zwischen beiden Eltern ein. Die Erfahrung hat diese Erscheinung in zahlreichen Fällen bestätigt. Worauf sie beruht, kann nicht zweifelhaft sein: sie hat ihre Grundlage darin, daß der Keim die gleiche Menge Chromatin vom Vater wie von der Mutter empfängt. Man hat durch das Experiment zu beweisen versucht, daß dem Ei hier keinerlei Vorzug eingeräumt zu werden braucht. Wenn wirklich, so etwa war der Gang der angestellten Überlegung, Ei und Spermatozoon in gleicher Weise für die Charaktere des aus ihrer Vereinigung hervorgehenden Individuums verantwortlich sind, wenn insbesondere dem Eiprotoplasma, das doch das eigentliche Baumaterial darstellt, kein wesentlicher Einfluß zukommen soll, so muß ein Keim, der aus der Vereinigung des Spermatozoons einer Spezies mit dem kernlosen Eiprotoplasma einer anderen Spezies hervorgeht, die väterlichen Eigenschaften *rein* zur Anschauung bringen. Das entsprechende Experiment wurde in der Weise ausgeführt, daß man Eier einer Seeigelart durch Zerschütteln ihres Kernes beraubte und sie dann mit Spermatozoen einer anderen Spezies befruchtete. Es ist schon oft erwähnt worden, daß Eikern und Sperma-

kern jeder für sich zur Entwicklung eines Keimes genügen. Dementsprechend bildete sich auch aus Eistücken, die in der angedeuteten Weise behandelt worden waren, ganz gesunde, nur etwas verkleinerte Larven. Es schien auch, als ob sie in vielen Fällen den väterlichen Typus ganz rein darstellten. Dann wäre der Beweis erbracht gewesen, daß die größere Masse des Eies für die Gestaltung des neuen Individuums nicht in Betracht komme. Leider aber ergab sich bei eingehender Prüfung, daß die Larven der Seeigel kein geeignetes Objekt für die Entscheidung dieser Frage seien. Sie besitzen eine so große Variabilität der Form, daß sich ein ganz einwandsfreies Resultat nicht gewinnen läßt: es kommen nämlich auch unter Bastardlarven, die aus ganzen Eiern stammen, die also außer dem väterlichen auch mütterliches Chromatin enthalten, solche vor, die fast ganz die Gestalt der väterlichen Spezies haben. Ist nun auch der Ausgang dieses Experiments nicht beweisend, so kann es doch nach allem, was früher über die Natur des Chromatins mitgeteilt worden ist, nicht zweifelhaft sein, daß sich mit günstigeren Objekten, die im Laufe der Entwicklung scharf ausgeprägte Unterschiede zeigen, das gewünschte Resultat erzielen lassen wird. Hierfür spricht auch, was ein anderer Versuch lehrt, der um der Wichtigkeit der Sache willen mitgeteilt werde, obgleich ihm die unmittelbar einleuchtende Kraft des anderen nicht innewohnt.

Wie bekannt, lassen sich Seeigeleier doppelt befruchten. Solche Keime teilen sich gewöhnlich simultan in vier Zellen. Es gelingt aber durch einen Kunstgriff, die eine der beiden an den Spermakernen auftretenden Strahlungen an ihrer Verdoppelung zu verhindern. Dann erhält der Keim statt vier Strahlungen deren nur drei. Es entsteht also eine dreipolige Figur mit drei Spindeln und demgemäß auch drei Äquatorialplatten. Aus der Teilung eines solchen Keimes gehen simultan drei Zellen hervor. Daß unter Umständen auch aus Simultanvierern normale Larven werden können, wenn nämlich infolge großer Gunst des Zufalls die Chromosomen so auf die vier

Zellen verteilt werden, daß jede in der ihr zukommenden Zahl die für normale Entwicklung notwendige Kombination derselben erhält, darauf ist früher schon hingewiesen worden. Für Simultandreier ist die Wahrscheinlichkeit, daß eine regelmäßige Chromatinverteilung stattfindet, erheblich größer wie für Simultanvierer. Da bei Doppelbefruchtung drei Kerne beteiligt sind, so ist die Möglichkeit vorhanden, daß jede der drei aus der ersten Teilung hervorgehenden Zellen sogar die Normalzahl und also jede Chromosomenart zweimal erhält. Nehmen wir an, jeder Geschlechtskern besitzt *a*, *b*, *c*, *d* Chromosomen. Dann würde, wenn die Zugehörigkeit der Elemente zu den drei Kernen durch beigesetzte Zahlen kenntlich gemacht wird, folgende Verteilung auf die drei Tochterkerne eintreten können:



Die eine Zelle enthält also Chromatin des Eikerns und des einen Spermakerns, die andere solches des Eikerns und des andern Spermakerns, die dritte solches der beiden Spermakerne. Ebenso wird es mit den Deszendenten jeder dieser drei Zellen sein. Daraus ergibt sich, daß das Chromatin in verschiedenen Bereichen des Keimes nicht identisch sein kann, wie es bei einem aus regulär befruchtetem Ei hervorgehenden Keim der Fall sein muß. Nun weisen normalgezüchtete Larven untereinander gewisse Verschiedenheiten in der Gestalt auf, und es ist bemerkenswert, daß die Larve aus einem Simultandreier sehr häufig eine Asymmetrie zeigt, die eben jene Verschiedenheiten zwischen ganzen normalen Larven in sich vereinigt. Hier besteht nun kein Zweifel darüber, daß das

Protoplasma der Larve durchaus gleichartig ist. In ihm kann die Verschiedenheit in der Ausbildung der einzelnen Bereiche ihre Grundlage nicht haben. Verschieden sind dagegen ganz gewiß die einzelnen Bereiche in bezug auf ihr Chromatin. So wird man es mit großer Wahrscheinlichkeit diesem zuschreiben dürfen, daß sich der Keim in seinen verschiedenen Teilen asymmetrisch entwickelt. Dann aber ist eine überwiegend mütterliche Beeinflussung des werdenden Organismus ausgeschlossen, denn diese könnte nur aus dem größeren Reichtum des Eies an Protoplasma abgeleitet werden. Ist hingegen die chromatische Substanz der Vererbungsträger, so wirken Vater und Mutter in gleicher Weise zur Bildung des neuen Individuums zusammen, denn sie allein wird von den beiden Eltern in gleicher Menge geliefert.

Jeder der Geschlechtskerne enthält die Kombination von Chromosomen, die für eine normale Entwicklung hinreichend und notwendig ist. Jeder Geschlechtskern besitzt diese Kombination einmal, aber die Kerne aller aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen müssen doppelt mit ihr ausgerüstet sein, denn in der Befruchtung vollzieht sich ja eine Vereinigung von Eikern und Spermakern, genauer gesagt von deren Chromosomen. Aus dieser Sachlage ergibt sich unmittelbar die Forderung, daß an einer Stelle des Entwicklungsganges eines Organismus eine Verminderung der chromatischen Elemente auf die Hälfte vorgenommen wird. Es ist auch schon auseinandergesetzt worden, wo sich dieser Reduktionsvorgang abspielt. Die Genesis der Geschlechtszellen schließt ihn in sich. Damals wurden Vorgänge beschrieben, die als Reifung bezeichnet wurden und deren Resultat die Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte der für die übrigen Zellen typischen Zahl war. Das Mittel, mit dem dies erreicht wurde, ließ sich als eine Pseudokaryokinese bestimmen: zwei Teilungen folgten sich unmittelbar, ohne daß der Kern in sein Ruhestadium zurückkehrte und ohne daß eine Spaltung der chromatischen Elemente erfolgt wäre. Wenn dieser Vorgang zu einem Ergebnis führen soll, das mit dem harmoniert, was uns über

die Konstitution des Chromatins in den Propagationszellen bekannt geworden ist, so muß er in einer ganz bestimmt geregelten Weise verlaufen. Es muß nämlich eine Garantie dafür geboten werden, daß die in der Körperzelle doppelt vorhandene, die Artcharaktere repräsentierende Chromosomenkombination in der entstehenden Keimzelle einmal vollzählig zurückgelassen wird. Die Reduktion kann mithin nicht etwa so vorgenommen werden, daß die Hälfte der Chromosomen in beliebiger Auswahl in die Polocyten abgegeben wird; sie muß so geregelt sein, daß bei dieser Abgabe die Hälfte der Chromosomen in der bestimmten, notwendigen Kombination im Ei zurückbleibt. Wie das geschehen mag, soll nun kurz auseinandergesetzt werden.

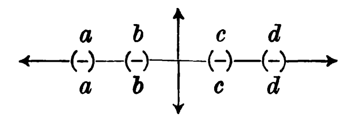
Angenommen, wir hätten es mit einer Art zu tun, deren typische Chromosomenzahl 8 sei. Wenn sich der Kern der Oocyte I. Ordnung zur ersten Reifungsteilung anschickt, so erscheinen nicht, wie zu erwarten wäre, 8 chromatische Elemente, sondern nur 4, die ihrer Länge nach gespalten sind. Diese Doppelfäden sind zuerst lang ausgezogen. Dann verkürzen sie sich aber beträchtlich und werden demgemäß dicker. Dabei wird deutlich, daß sie in der Mitte unterbrochen sind, gerade als ob sich an dieser Stelle immer zwei mit ihren Enden aneinander gelegt hätten. Auf diese Weise kommen die beschriebenen „Tetraden" zustande. Wenn wir die 8 Chromosomen der Oocyte I. Ordnung mit a b c d usw. bezeichnen, so erscheint in ihrem Kern kurz vor der ersten Reifungsteilung folgende chromatische Konstellation: $\frac{a \supset b}{a \supset b}$ $\frac{c \supset d}{c \supset d}$ usw. Jedes Chromosoma ist längsgespalten und je zwei sind paarweise vereinigt (vgl. Tafel II Fig. c; hier ist jedoch 4, nicht 8 als die typische Zahl zugrunde gelegt). Nun erfolgt die Bildung der 1. Polocyte. Dabei gehen 4 Doppelelemente in die Polocyte und 4 bleiben in der Oocyte II. Ordnung. Diese enthält jetzt 4 Dyaden in folgender Chromosomenkonstellation: $a \supset b$ $c \supset d$ usw. Ohne Ruhestadium schließt sich die 2. Reifungsteilung an, nachdem sich die Dyaden jede um einen rechten Winkel gedreht

haben. Sie sehen nun so: $\overset{a}{\underset{b}{()}}\ \overset{c}{\underset{d}{()}}$ usw. (vgl. Tafel II Fig. *f*). Erfolgt jetzt die Abschnürung der 2. Polocyte, so wird jede der beiden Dyaden in ihre Elemente zerlegt: die 2. Polocyte bekommt *a c e g*, *b d f h* bleiben im Ei zurück. Seine Chromosomenzahl ist auf diese Weise um die Hälfte, nämlich von 8 auf 4 reduziert. Es ist aber zu bemerken, daß die letzte Chromosomenverteilung wesentlich von der sonst üblichen abweicht. Denn die chromatischen Elemente, die hier voneinander getrennt werden, stammen nicht von demselben Mutterchromosoma ab. Es sind lediglich solche Stücke, die sich mit ihren Enden aneinander gelegt haben. Die Paarung der chromatischen Elemente, die vor der 1. Reifungsteilung eingetreten war, wird durch die 2. wieder aufgehoben, so daß die Chromosomen, die schließlich im Ei zurückbleiben, wieder einwertige Elemente sind. Die Reduktion wird also durch die Verknüpfung zweier Einrichtungen zustande gebracht: durch die paarweise Vereinigung der Chromosomen, verbunden mit der unmittelbaren Aufeinanderfolge zweier Mitosen.

Wie kann nun bei dem beschriebenen Hergang die Erhaltung der Chromosomenkombination gewährleistet werden? Wenn sich die Elemente ganz beliebig zu Paaren gruppierten, so könnte es nur Sache des Zufalls sein, welche von ihnen schließlich in den reifen Keimzellen zurückgeblieben wären. Es gibt nur einen Weg, auf dem das zu vermeiden ist: es müssen sich jedesmal die gleichwertigen, einander entsprechenden Chromosomen paaren. Sind *a*, *b*, *c*, *d* die Elemente, die vom Eikern herstammen, so werden die des Spermakerns als jenen qualitativ gleich ebenfalls mit *a*, *b*, *c*, *d* zu bezeichnen sein. Verbinden sich nun immer die homologen Chromosomen zu einem Paare, so wird vor der 1. Reifungsteilung folgende Konfiguration vorhanden sein:

$$\begin{array}{cc|cc} a \supset a & b \supset b & c \supset c & d \supset d \\ \hline a \supset a & b \supset b & c \supset c & d \supset d \end{array}$$

Es ist klar, daß nach der ersten Teilung*) die Oocyte II. Ordnung die vollständige Kombination noch doppelt enthält. Sofort hebt aber eine neue Teilung an, ohne daß sich die chromatischen Elemente wieder längsgespalten hätten. Diese vollziehen nur eine Drehung, so daß sie jetzt, wie folgt, stehen:



Man sieht, das reife Ei erhält auf diese Weise die vollständige Chromosomenkombination in der Einzahl. Und was soeben vom Ei gesagt worden ist, darf ohne weiteres auf die Genesis des Spermatozoons übertragen werden: es hat hier die gleiche Gültigkeit. Man könnte vielleicht die Frage aufwerfen, ob die Reduktion in der Weise vor sich gehe, daß die Gesamtheit der väterlichen Chromosomen etwa in die 2. Polocyte übergehe, während das Ei alle mütterlichen Elemente behalte, ob also die Chromosomen wieder in die beiden Gruppen zerlegt werden, die sich bei der Befruchtung miteinander vereinigt haben? Allein es gibt nichts, was für eine solche Annahme sprechen könnte. Es erscheint als viel wahrscheinlicher, daß in dieser Hinsicht die größte Mannigfaltigkeit herrscht. Ob sich eine Kombination rein erhält oder ob sie gemischt ist, das ist wohl Sache des Zufalls. Das Wesentliche liegt nur darin, daß eine vollständige Kombination in der reifen Keimzelle zurückbleibt. Hiermit ist nun der Reifungsvorgang so weit analysiert, als es der Stand der Forschung zuläßt. Das Wesentliche an ihm liegt darin, daß er die Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte ins Werk setzt, ohne doch die Kombination derselben zu zerstören, auf der die normale Entwicklung des Keimes beruht.

*) Der Pfeil ↕ deutet die Richtung an, in der die Chromosomengruppen bei der Teilung auseinanderrücken; der Pfeil ⟷ markiert die Teilungsebene.

Der unmittelbare Zweck des Reifungsvorgangs liegt klar vor Augen: die Reduktion der Chromosomenzahl muß vorgenommen werden, damit bei der durch die Befruchtung eintretenden Vereinigung die beiden Geschlechtskerne die Normalzahl der chromatischen Elemente nicht überschritten werde. Allein diese Best'mmung gibt über den tieferen Sinn des Vorgangs keinen befriedigenden Aufschluß. Denn es liegt auf der Hand, daß es sich dabei nur um eine Hilfseinrichtung handelt. Die Reduktion ist die Vorbedingung, die erfüllt sein muß, damit sich Eikern und Spermakern vereinigen können. In dieser Vereinigung muß also das Wesentliche der Befruchtung samt all den auf sie abzielenden Einrichtungen zu finden sein.

Die Vereinigung von Eikern und Spermakern — versuchen wir, den Tatsachenkomplex, den diese Worte bergen, auseinanderzubreiten: Nicht daß die beiden Geschlechtskerne in ihrer Totalität miteinander verschmelzen, ist von Belang, nur ihre chromatische Substanz muß zusammengebracht werden, damit sie dann durch die Folge von Teilungen an die Zellen des werdenden Organismus weitergegeben werden kann. Aber nicht regellos geschieht die Weitergabe: jeder der beiden Geschlechtskerne bringt ebensoviel Chromatin mit wie der andere und in demselben Verhältnis wird es an die entstehenden Zellen verteilt. Das ist die Leistung, die der mitotische Apparat vollbringt, dessen wunderbar exakte Arbeit so sehr imponiert, daß die Weitergabe der chromatischen Substanz bei jeder Teilung eine Halbierung beider Chromatinmengen sei: jede Tochterzelle erhält stets den gleichen Anteil an allen väterlichen und an allen mütterlichen Chromosomen. Ist es doch von höchster Bedeutung, daß die ursprünglich in jedem Geschlechtskern vorhandene Kombination chromatischer Elemente nicht zerstört werde. Jedes Chromosoma repräsentiert ja eine Einheit und qualitative Besonderheit, ist als Individualität zu betrachten und erst ihre Gesamtheit umfaßt die Summe der Qualitäten, die sich in dem werdenden Organismus entfalten. Eikern und Spermakern, Mutter und Vater, beide geben dem Keim nicht nur quantitativ,

sondern auch qualitativ eine Gleichheit an Chromatin: jeder überliefert ihm die ganze Summe der zu normaler Entwicklung notwendigen Eigenschaften, insofern diese in der dem Geschlechtskern eigentümlichen Chromosomenkombination ihre materielle Grundlage haben. Doppelt also enthält das befruchtete Ei und mit ihm alle seine Deszendenten, was für die Entfaltung und Ausbildung eines gesunden Individuums bestimmend ist. Und ebendieses ist der Zweck des unendlich komplizierten Geschehens alles dessen, was den Begriff der Befruchtung ausmacht. Das bleibt schließlich übrig, wenn die Frage nach dem Wesen der Befruchtung gestellt wird: die Vereinigung der Qualitäten zweier elterlicher Individuen im Kinde.

Qualitätenmischung, in diesem Worte erschließt sich die Bedeutung der Vorgänge, die an uns vorübergegangen sind. Versuchen wir, ob sich die Besonderheiten der geschlechtlichen Fortpflanzung aus der gewonnenen Erkenntnis ohne Zwang erklären lassen. Das wird zugleich der beste Prüfstein für deren Zulänglichkeit sein. Die erste Frage, die sich erhebt, betrifft den Umstand, daß geschlechtliche Fortpflanzung an Einzelligkeit gebunden erscheint. Fortpflanzung an sich braucht nicht auf eine Zelle zurückzugehen. Was man als ungeschlechtliche Vermehrung bei vielzelligen Tieren bezeichnet, stellt sich als über das individuelle Maß hinausgehendes Wachstum dar. Die Knospe der Hydra gleicht in bezug auf ihre Entstehungsart durchaus dem Ausläufer der Erdbeere; wie diese ist sie zunächst nur eine Wachstumserscheinung des mütterlichen Organismus, die, wenn sie eine gewisse Größe erreicht hat, zu selbständiger Existenz befähigt wird. Geschlechtliche Fortpflanzung dagegen geht immer auf den Zustand der Einzelligkeit zurück. Jeder geschlechtlich erzeugte Organismus nimmt seinen Ursprung aus einer Zelle, aus dem befruchteten Ei. Das muß so sein, wenn das Wesentliche der geschlechtlichen Fortpflanzung in einer Mischung von Qualitäten liegen soll. Wie denn könnte diese zustande kommen, wenn nicht durch Vereinigung zweier Zellen? Ausgewachsene Individuen können nicht zu

einem Wesen verschmelzen. Wohl aber liegt das im Vermögen des Organischen, solange es noch im Zustande der Einzelligkeit ist. Denken wir an die Konjugation der Protozoen. Zelle legt sich an Zelle, Protoplasma verschmilzt mit Protoplasma und Kern vereinigt sich mit Kern. So wird ein Individuum aus zweien, und alle Eigenschaften, die in diesen vorher getrennt existierten, werden nun vereinigt. Ganz ebenso ist es bei höheren Tieren. Solange das neue Individuum noch eine Zelle ist, kann es sich mit einer anderen vereinen: Keimzelle verschmilzt mit Keimzelle, und was jede von beiden an Eigenschaften enthielt, wird in diesem Akte vereint. So scheint denn die Einrichtung, daß die Fortpflanzung der höheren Organismen an die einzelne Zelle geknüpft ist, nur deshalb getroffen zu sein, damit durch sie eine Möglichkeit gegeben werde, daß zwei Individuen ihre Qualitäten miteinander vereinigen können. Unter diesem Gesichtspunkt ist die Fortpflanzung durch Geschlechtszellen eine Notwendigkeit: soll Qualitätenmischung erzielt werden, so ist einzelliger Zustand die notwendige Voraussetzung. Daß das neue Individuum von einer Zelle seinen Ausgang nimmt, geschieht nicht, weil es für die Fortpflanzung nötig wäre, sondern weil auf diese Weise allein die Eigenschaften zweier verschiedener Individuen sich vermischen können. Keimzellen vereinigen sich nicht, damit ein neues Individuum entstehe, sondern das neue Individuum entsteht aus einer Zelle, damit Qualitätenmischung stattfinde.

Hier ließe sich einwenden: es gibt aber doch Parthenogenese, also eine Fortpflanzung, die zwar von einer Zelle ausgeht, aber nicht mit Qualitätenmischung verbunden ist. Scheint es da nicht, als ob doch die Fortpflanzung und nicht die Vereinigung von Eigenschaften für die Einrichtung der Keimzelle bestimmend war? Kaum wird man die Erscheinung der parthenogenetischen Entwicklung in dieser Weise verwerten dürfen. Denn es ist wahrscheinlich, daß sie erst aus der geschlechtlichen Fortpflanzung sekundär hervorgegangen ist. Sie steht immer im Dienst besonderer Verhältnisse. Sodann aber ist nicht zu

übersehen, daß auch Parthenogenese von zwei Befruchtungsakten eingeschlossen ist. Sie bildet nur ein aus irgendwelchen Gründen vorteilhaftes Zwischenglied in dem Zyklus des geschlechtlichen Geschehens. Dieses selbst wird durch sie wohl niemals unnötig und seiner Bedeutung beraubt. So besitzen denn auch solche höheren Tiere, die zur Parthenogenese befähigt sind, neben Eiern, die sich ohne Befruchtung entwickeln können, solche, die befruchtet werden: auch bei ihnen sind differente Geschlechtszellen vorhanden. Warum aber, so wird man nun weiter fragen, müssen die Geschlechtszellen überhaupt different sein? Wäre es nicht weit einfacher, wenn sie einander glichen wie ein Protozoon dem andern? An sich möchte das wohl angängig sein. Aber folgende Betrachtung wird zeigen, daß die Institution geschlechtlich spezialisierter Zellen von Vorteil ist, wenn man sie daran mißt, was sie für die Eigenschaftsvermischung leistet. Ei und Spermatozoon haben das gemeinsam, daß keines von ihnen für gewöhnlich allein aus sich heraus in die Entwicklung einzutreten vermag. Beide sind daran durch besondere Einrichtungen gehindert. Das Ei hat den Teilungsapparat eingebüßt, das Spermatozoon entbehrt des Protoplasmas, aus dem sich ein neues Individuum aufbauen könnte. Was also dem einen fehlt, besitzt das andere, und erst durch ihre Vereinigung wird jedes zur Entwicklung befähigt. Liegt nun der Zweck der geschlechtlichen Fortpflanzung darin, daß die Eigenschaften zweier Individuen addiert werden, so muß verhindert sein, daß sich die eine Keimzelle ohne die andere teilt. Jedes der Geschlechter muß darauf verzichten, sich ohne das andere zu entwickeln. So erst wird die Garantie geboten, daß die Enstehung eines neuen Individuums jedesmal von einer Qualitätenmischung begleitet wird. Was sonst noch Ei und Samenzelle voneinander unterscheidet, stellt sich in gleicher Weise diesem Zwecke zu Diensten. Ihre Eigenschaften können Geschlechtszellen nur vereinigen, wenn ihnen die Möglichkeit gegeben ist, zueinander zu gelangen. Daher ist dem Spermatozoon Beweglichkeit gegeben. Das Ei dagegen verwendet die ihm zustehende Energie zur Ansammlung

des für den Aufbau des werdenden Individuums nötigen Materials; denn welchen Nutzen brächte es, daß zwei Individuen ihre Qualitäten vereinigten, wenn diese nicht imstande wären, sich in dem neuen Gebilde zu entfalten? So empfängt auch der Gegensatz von männlichen und weiblichen Zellen von hier aus sein Licht. Nicht prinzipieller Natur ist er, nicht in dem Sinne ist er aufzufassen, als ob etwa das Ei das befruchtete, die Samenzelle das befruchtende Element sei. Beide Zellen ergänzen sich, eine ermöglicht es der andern, daß sie in dem neuen Individuum zur Wirkung kommt. Aber die Besonderheiten ihrer Bildung sind da, um sie zur Vereinigung zu zwingen. Denn so nur können die Eigenschaften, deren Träger sie sind, kombiniert werden.

Und schließlich mag der Blick noch einmal auf den Reifungsprozeß gelenkt werden. Jetzt erst zeigt sich der tiefste Grund für den Aufwand an Mitteln, mit dem er in Szene gesetzt wird. Soll er die Bedingungen schaffen, unter denen Qualitätenmischung durch die beiden Geschlechtszellen möglich wird, so muß die Chromosomenreduktion in der Weise vorgenommen werden, daß die reife Geschlechtszelle einen Kern erhält, der mit der ganzen Qualitätenkombination ausgerüstet ist, diese aber nur in der Einzahl besitzt. Solches wird erreicht, indem sich die homologen Qualitätenträger paaren und dann unter dem Bilde und mit dem Mittel einer Mitose die Trennung und Verteilung der gleiche Qualitäten repräsentierenden Paarlinge auf zwei Zellen durchgeführt wird. Nun enthält die Keimzelle an Kernsubstanz nur das, aber auch alles das, was notwendig ist, wenn aus ihrer Vereinigung mit einer anderen Keimzelle der typische Chromatinbestand der Art in neuer Mischung hervorgehen soll.

Das Wesen der Befruchtung liegt in der Addierung der elterlichen Qualitäten. Daß dieser Satz seine Berechtigung hat, wird man nun schwerlich bestreiten wollen: die Prüfung, der er soeben unterzogen worden ist, hat er bestanden. Aber

es fragt sich, was denn solche Kombination von väterlichen und mütterlichen Eigenschaften zu bedeuten habe. Worin liegt der Nutzen, den sie organischen Wesen bringt? Mit dieser Fragestellung wird das eigentliche Gebiet des Befruchtungsvorganges zwar überschritten, dennoch sei versucht, das wenige, was sich hierüber sagen läßt, in einem letzten Abschnitt vorzulegen.

VI. Schluß.

Das Problem der Zellpaarung.

Die Erwägung, daß Zellpaarung fast bei allen Organismen herrscht, führt unmittelbar zu dem Gedanken, daß in ihr ein für das Leben fundamentaler Faktor gegeben ist. Allein ihn exakt zu bestimmen, ist vorläufig nicht möglich. Nur Vermutungen lassen sich darüber hegen. Versuchen wir es mit einem Beispiel aus dem menschlichen Leben: Ein bedeutender, überragender Geist hat selten unter seinen Vorfahren einen zu verzeichnen, der ihm gleichzusetzen wäre. Eltern von solchen Menschen, die wir Genies zu nennen pflegen, ragen meist nicht über den Durchschnitt hervor. Aber selbst wo dies der Fall ist, wie z. B. bei Goethes Mutter, darf man doch behaupten, daß das Maß solcher Begabung nicht ausgereicht hätte, um der damit ausgestatteten Persönlichkeit geschichtliche Bedeutung zu verleihen. Und doch kann aus der Mischung zweier Individuen, denen der Charakter des Außergewöhnlichen nicht zukommt, ein Neues entstehen, das sich aus der Masse der Menschen so gewaltig emporhebt, daß die Spur von seinen Erdentagen nicht in Äonen untergeht. Hier dürfen wir eine Wirkung erkennen, die auf die Qualitätenmischung der Befruchtung zurückgeht. In solchen Fällen wird eine Kombination der Qualitätenträger zustande kommen, wie sie in gleicher Gunst nur selten eintritt. Wenn man sich überlegt, in welcher Weise die Vererbungssubstanz von einer Generation auf die andere weitergegeben wird, so wird man die Möglichkeit des Eintretens außergewöhnlich günstiger Verhältnisse gern zugeben. Man beachte nur, daß die Qualitätenkombination, die z. B. in der Keimzelle der

Mutter vorliegt, so auf deren beide Eltern zurückgeht, daß sie infolge des Reduktionsvorganges eine Auswahl aus diesen darstellt. Ebenso ist es mit der väterlichen Keimzelle, und nicht nur mit ihr: Dieselbe Betrachtung läßt sich wiederum auf die Stammzellen aller Vorfahren eines Individuums anwenden. Daraus ergibt sich, daß die Kernsubstanz, die sich in zwei Keimzellen mischt, Qualitäten enthält, die möglicherweise weit zurück in der Ahnenreihe liegen. So mag wohl eine Kumulierung bestimmter Charaktere zustande kommen, die dem von ihr betroffenen Individuum den Stempel des Außergewöhnlichen aufprägt. Man wende nicht ein, auf diese Weise müsse ein ganz allmähliches Anschwellen besonderer Eigenschaften durch die Generationenfolge sich ergeben. Denn es ist zu bedenken, daß ja die im Keim addierten Qualitätenträger nicht sämtlich zur Wirkung gelangen können; wissen wir doch, daß die für ein ganzes Individuum ausreichende Kombination durch die Befruchtung verdoppelt wird. So kann eine Eigenschaft in der ersten Generation latent bleiben, die in der zweiten oder einer folgenden zum Vorschein kommt.

Was hier mit Bezug auf den Menschen gesagt worden ist, gilt auch für alle anderen Organismen, soweit sie sich geschlechtlich fortpflanzen. Aus der Vermischung der Eigenschaften, die in der Kernsubstanz der Keimzellen ihre materielle Grundlage haben, geht ein Neues hervor, das unter günstigen Bedingungen etwas Vollkommeneres darstellt: Qualitätenmischung als Grundlage der Variation. Hier mündet nun das besondere Problem der Qualitätenmischung in die Fragen nach der Entwicklung der organischen Welt überhaupt ein. Wir nehmen an, daß die höheren Tiere und Pflanzen auf niedere Formen zurückgehen, aus denen sie sich im Laufe langer Zeiträume entwickelt haben. Einfachste Organismen müssen dann am Anfang alles Lebens gestanden haben. Aber eine fortschreitende Differenzierung solcher Wesen ist nur denkbar, wenn ihnen die Fähigkeit der Abänderung (Variation) innewohnte. Mögen diese Abänderungen als noch so klein gedacht werden, sie bieten doch eine Möglichkeit, sich die Entwicklung der organischen Welt vorzustellen,

wenn nur die andere Fähigkeit der Vererbbarkeit mit Variabilität Hand in Hand geht. Daß organische Wesen variieren, daß sie ihre Eigenschaften vererben, lehrt uns die tägliche Erfahrung. Aber wie dies zustande kommt, darüber wissen wir kaum etwas auszusagen. Zwar hat es Forscher gegeben, die diesen Problemen nachgesonnen haben; einzelne unter ihnen haben auch versucht, auf spekulativem Wege die vorhandenen Tatsachen zu Theorien und Systemen der Vererbung auszubauen — es seien nur K. Nägeli, Ch. Darwin, H. Spencer und vor allem A. Weismann genannt —, allein so bewunderungswürdig ihre Leistungen sind, sie lassen doch nicht vergessen, daß wir, ihnen folgend, den sicheren Boden des Tatsächlichen verlassen und uns ins Reich der Spekulation begeben. Anders steht es, wenn wir der Erkenntnis, die wir durch die Betrachtung des Befruchtungsproblems gewonnen haben, nun ihren Platz in dem größeren Zusammenhang des organischen Werdens anzuweisen versuchen möchten. Daß Qualitätenmischung der letzte Zweck der Paarung sei, darf mit hoher Wahrscheinlichkeit behauptet werden. Daß sie eines, vielleicht eines der vorzüglichsten Mittel ist, durch die organische Entwicklung ermöglicht wird, ist Hypothese — die Forschung ist vorläufig nicht in der Lage, eine experimentelle Prüfung dieses Satzes anzustellen. Aber wenn schon Hypothese, so wird man doch zugeben können, daß sie wohl begründet ist und sich ungezwungen aus den Tatsachen herleitet, die zusammen das Phänomen der Befruchtung ausmachen. Und wenn Individuenmischung als ein Mittel zur Evolution betrachtet werden darf, so möchte wohl der ungeheure Aufwand, mit dem in der Natur Zellpaarung ins Werk gesetzt wird, nicht als verschwendet gelten. Der Zwang, sich zu verändern, scheint organischem Leben wesenhaft zu sein; es existiert und erhält sich nur, indem es ohne Unterlaß seinen Zustand und seine Gestalt wechselt. Im kleinsten Verbande tritt das zutage wie im größten. Auch Zellpaarung steht im letzten Grunde im Dienste der Aufgabe, organische Formen in dem steten Wechsel zu erhalten, ohne den Leben nicht mehr Leben wäre.

Verzeichnis und Erklärung
der gebrauchten Kunstausdrücke.

Achromatin (χρῶμα Farbe): die sich nicht färbende Kernsubstanz.

Alecithal (λέκιϑος Eidotter): ohne Dotter oder mit wenig Dotter ausgestattet.

Äquatorialplatte: die durch die im Äquator der Spindel liegenden Chromosomen gebildete Gruppe.

Blastula (βλαστός Keim): der Entwicklungszustand, in dem der Embryo einer Hohlkugel gleicht, deren Oberfläche durch eine Lage von Zellen gebildet wird.

Chalazen (χάλαζα Hagel): Hagelschnüre. Die Bildungen, an denen beim Vogelei das Eigelb aufgehängt ist.

Chromatin (χρῶμα Farbe): die sich färbende Kernsubstanz, die bei der Zellteilung in der Form der **Chromosomen** auftritt.

Ciliata (cilium Wimper): bewimperte Einzeller, Wimperinfusorien.

Cytoplasma (κύτος Zelle, πλάσμα Gebilde): das Zellprotoplasma.

Deutoplasma (δεύτερος der zweite; πλάσμα Gebilde): Gegensatz zu Protoplasma, Nährsubstanz.

Diminution (diminuere vermindern): die in somatischen Zellen eintretende Chromatinverminderung.

Dizentrisch (δύο zwei): mit zwei Zentren versehen.

Dyade (δυάς Zweiheit): Gruppe von zwei miteinander verbundenen Chromosomen.

Flagellata (flagellum Geißel): Geißelinfusorien.

Gameten (*γαμεῖν* heiraten): die beiden konjugierten Einzeller.

Gastrula (*γαστήρ* Magen): der Entwicklungszustand, in dem der Embryo eine als Darm funktionierende Einstülpung aufweist („Magentierchen").

Hermaphrodit (Hermes-Aphrodite): Organismen, die beiderlei Geschlechtszellen in demselben Individuum produzieren.

Karyokinese (*κάρυον* Kern, *κινεῖν* bewegen): Kernteilung mittels des mitotischen Apparates.

Makrogamet (*μακρός* groß, *γαμεῖν* heiraten): der größere zweier konjugierender Paarlinge.

Makronukleus (*μακρός* groß, nucleus Kern): Großkern der Infusorien.

Metazoa (*μετά* nach, *ζῶον* lebendes Wesen): die vielzelligen Tiere im Gegensatz zu den Protozoa.

Mikrogamet (*μικρός* klein, *γαμεῖν* heiraten): der kleinere zweier konjugierenden Paarlinge.

Mikronukleus (*μικρός* klein, nucleus Kern): Kleinkern im Gegensatz zum Großkern der Infusorien.

Mikropyle (*μικρός* klein, *πύλη* Tür): ein kleiner Kanal, der die Eihüllen durchsetzt und dem Spermatozoon das Eindringen ins Ei ermöglicht.

Mitose (*μίτος* Faden): Kernteilung mittels Strahlungen und Spindel.

Morphologisch (*μορφή* Gestalt): sich auf das Gestaltungsgeschehen beziehend.

Nukleus: Kern der Zelle.

Oocyte (*ᾠόν* Ei, *κύτος* Zelle): die letzte Keimzelle vor der Reifung.

Oogonie (*ᾠόν* Ei, *γεννᾶν* zeugen): die Mutterzellen der Oocyten.

Ovarium (ovum Ei): Eierstock, das die Eier enthaltende Organ.

Parthenogenesis (*παρθένος* Jungfrau, *γεννᾶν* zeugen): jungfräuliche, d. i. ungeschlechtliche Entstehung aus einem Ei.

Physiologisch (*φύσις* Natur, Leben): was sich auf die Lebensäußerungen bezieht.

Polocyte (*κύτος* Zelle): die bei den Reifungsteilungen am Eipol entstehende kleine Zelle.

Propagationszelle (propagare verbreiten): Keimzelle.

Protoplasma (πρῶτος der erste, πλάσμα Gebilde): die lebendige Substanz der Zelle.

Protisten (πρῶτος der erste): Urwesen, einzellige Pflanzen und Tiere.

Protozoa (πρῶτος der erste, ζῶον lebendes Wesen): die einzelligen Tiere.

Somatisch (σῶμα Körper): sich auf den Körper des Individuums im Gegensatz zu dessen Fortpflanzungszellen beziehend.

Spermakern (σπέρμα Same): der Kern der Samenzelle nach dem Eindringen ins Ei.

Spermatide (σπέρμα Same): die männliche Geschlechtszelle vor ihrer Umwandlung zum Spermatozoon.

Spermatocyte (σπέρμα Same, κύτος Zelle): die Nachkommen der Spermatogonien und Mutterzellen der Spermatiden.

Spermatogonie (σπέρμα Same, γενᾶν zeugen): die Abkömmlinge der Urgeschlechtszellen, aus denen die Spermatocyten hervorgehen.

Spermatosome (σπέρμα Samen, σῶμα Körper): unbewegliche Samenzellen.

Spermatozoid (σπέρμα Samen, ζῶον lebendes Wesen, εἶδος Gestalt): spermatozoenähnlich, männliche Geschlechtszelle niederer Pflanzen.

Spermatozoon (σπέρμα Same, ζῶον lebendes Wesen): Samentier, männliche Geschlechtszelle vor ihrer Vereinigung mit dem Ei.

Telolecithal (λέκιθος Dotter): mit Dotter ausgestattet, der hauptsächlich in der einen Eihälfte angesammelt ist.

Tetrade (τέταρτος der vierte): Vierergruppe, in der sich die Chromosomen vor der ersten Reifungsteilung aufstellen.

Zentrolecithal (λέκιθος Eidotter): mit Dotter ausgestattet, der hauptsächlich im Zentrum des Eies angesammelt ist.

Zentrosoma (σῶμα Körper): der den Mittelpunkt der Strahlungen bildende Körper, unter dessen Einfluß die Strahlung entsteht.

Literaturverzeichnis.

Im folgenden werden einige Werke aufgeführt, aus denen eingehendere Information über das Befruchtungsproblem erlangt werden kann.

Boveri, Th.: Das Problem der Befruchtung. Jena, G. Fischer.
—: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena, G. Fischer.
Hertwig, O.: Zeit- und Streitfragen der Biologie. I. Präformation oder Epigenese? Jena, G. Fischer.
Hertwig, O. und R.: Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena, G. Fischer.
Korschelt, E. und Heider, K.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. Zweite Lieferung. Jena, G. Fischer.
Mendel, G.: Versuche über Pflanzenhybriden. Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften. Leipzig, W. G. Teubner.
Vries, H. de: Befruchtung und Bastardierung. Leipzig, Veit & Ko.
Weismann, A.: Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. Jena, G. Fischer.
—: Vorträge über Deszendenztheorie. 2 Bde. Jena, G. Fischer.
Wilson, E. B.: The Cell in Development and Inheritance. Second Edition. New York, The Macmillan Company.

Gute Darstellungen der hierher gehörigen Tatsachen finden sich noch in den Lehrbüchern der Zoologie von R. Hertwig (2. Aufl. Jena, G. Fischer) und C. Claus (neubearbeitet von Karl Grobben. 7. Aufl. Marburg i/H., N. G. Elwert); sie beschränken sich natürlich auf das Grundlegende.

Druck von B. G. Teubner in Leipzig.

[illegible]

[illegible]

Geschichte. Kunst- und Kulturgeschichte. Religionsgeschichte. Volkswirtschaft und Verkehrswesen. Staatswissenschaft. Geographie.

[illegible]

Bau und Leben der bildenden Kunst. Von Direktor Dr. Theodor Volbehr.

[illegible]

Das deutsche Drama des neunzehnten Jahrhunderts in seiner Entwicklung dargestellt. Von Prof. Dr. G. Witkowski. [illegible]

[illegible]

Deutsche Städte und Bürger im Mittelalter. Von Oberl. Dr. [illegible]

[illegible]

[illegible]

Das deutsche Handwerk in seiner kulturgeschichtlichen [illegible]. Von Dr. Ed. Otto. Mit 27 Abbildungen auf [illegible]

[illegible]

Das Theater. Von Privatdozent Dr. [illegible]

[illegible]

Schrift- und Buchwesen in alter und [illegible]. Von Prof. Dr. O. Weise. [illegible] 2. Auflage.

[illegible]

[illegible]

[illegible]



